

Юж. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии
Украины, Керчь
Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН Украины,
Севастополь

Получено 3.03.92

E. A. PAKHOMOV, V. V. MELNIKOV, O. V. KOLTISOV

PELAGIC SHRIMPS OF EQUATORIAL WATERS IN THE CENTRAL PART OF THE INDIAN OCEAN

Summary

Taxonomical composition, basic peculiarities of nutrition and reproductive biology of pelagic shrimps in the central part of the Indian Ocean have been studied. It is established that taxocene of the shrimps is represented by 18 species (excluding sergestides) most of which are widely distributed interzonal migrants. Copepoda, euphasia and mussel crawfish, larvae, fish fry, setamandibular molluscs and keelepoda are the main food. A decrease of interspecies competition with similar food spectra is attained mainly due to differences in the size of consumed organisms. Low indices of maturity of female sexual products in the epipelagial prove that mature species come to the surface only during fattening. A relation between absolute and operation fertility in *Thalassocaris obscura* has been studied.

УДК 577.473

И. Н. ИЛЬИН

КОНЦЕПТУАЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ОЛИГОМИКСТНОГО БИОЦЕНОЗА

Биоценоз океанического пелагического обрастания сравнительно несложен. Математическое моделирование его может быть весьма продуктивным при выявлении общетеоретических закономерностей и практических нужд. Впервые на основе факторов, лимитирующих океаническое обрастание, проведено его концептуальное моделирование. Построены блок-схемы связей обрастания со средой и взаимодействий его компонентов.

Концептуальное моделирование признается теперь необходимой частью математического моделирования биосистем. Особенно важно оно при изучении природных сообществ, знания о которых страдают неполнотой. Поэтому при их концептуальном моделировании кроме известных закономерностей и фактических данных широко используют гипотезы, аналогии и предположения. Отметим также, что концептуальные модели важны не только как ясное, четкое и краткое отображение действительности, но и как инструмент дальнейшего совершенствования теории.

Выбор объекта этой работы — биоценоза океанического пелагического обрастания — обусловлен его сравнительной несложностью. Так, он включает небольшое количество макроорганизмов. Важнейшая особенность рассматриваемого биоценоза — развитие на первоначально незанятых обособленных субстратах. Моделирование этого биоценоза может быть весьма продуктивным при выявлении общетеоретических закономерностей, в частности факторов, управляющих биосистемами, при обосновании мониторинга, экотоксикологических исследованиях, защите от биоповреждений и биопомех. Нужно отметить также исключительно важное значение проблемы океанического обрастания (рис. 1). Ее значение возрастает с усилением антропогенного воздействия на Мировой океан, с увеличением судоходства, океанических исследований, добычи полезных ископаемых.

© И. Н. Ильин, 1993

В последние годы получены некоторые корректные данные об океаническом обрастании, но многие вопросы его возникновения и развития мало или совсем не исследованы. Наш материал почти исключительно основан на сведениях об обрастании фиксированных в воде субстратах, ранее его не имевших или очищенных от обрастания длительным пребыванием на воздухе. В этой статье мы попытались дать минимальные сведения, необходимые для корректного моделирования рассматриваемой биосистемы, обосновать этот минимум информации и соответственно ему построить блок-схемы взаимодействий в биоценозе обрастания.

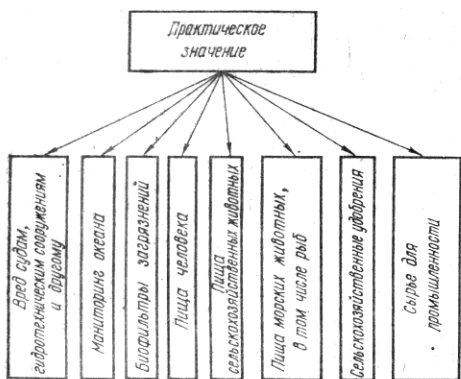
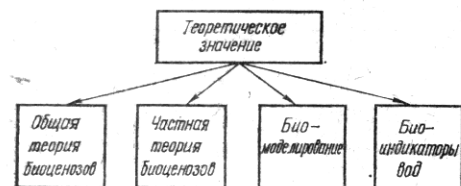


Рис. 1. Схематическое изображение значения пелагического обрастания в океане

ем встречены рыбы многих видов, в частности *Canthidermis maculatus*, *C. sufflamen*, *C. villosus*, *Coryphaena hippurus*, *Diodon holaconthis*, *Oxyjulius californica* [1—5, 9—12, 14, 17—19].

Важнейшие факторы, лимитирующие океаническое обрастание. В последние годы исследовали многие факторы, которые могут определять поселение, развитие и рост *Lepadidae*. О других организмах океанического обрастания сведений несравненно меньше.

Хорология личинок *Lepadidae*. Многие важнейшие особенности обрастания определяются при оседании *Lepadidae*. В свою очередь, оно в решающей степени зависит от состава и распределения в воде их циприсовидных личинок (циприсов), готовых к оседанию. В пробах планктона и чаще плейстона они встречаются единично. Концентрация циприсов мала: как правило, не превышает 1 экз. · м⁻³ слоя воды, в котором отмечается обрастание [4, 6].

Полного соответствия между распределением планктонных личинок *Lepadidae* и обрастанием, конечно, ожидать не приходится. Но в той или иной степени варьирование состава и распределения циприсов в воде должно отражать. Казалось бы, их незначительной концентрации противоречит нередко большая численность обрастателей на субстрате. Так, плотность *C. virgatum* достигает 1550 экз. · м⁻². Правда, подчас и при вполне благоприятных условиях животные на субстрате немногочисленны. Мы предполагаем, что это объясняется различной концентрацией планктонных личинок *Lepadidae*, в частности их скоплений — так называемых облаков, передвигающихся по течению. Если личинки находятся вне таких облаков, обрастание единично. Исходя из гидродинамических пред-

Состав океанического обрастания. В океаническом пелагическом обрастании представлены виды *Algae*, *Annelida*, *Arthropoda*, *Coelenterata*, *Mollusca*, *Tentaculata*. На неживых субстратах в большинстве районов Мирового океана значительную часть его, как правило, составляют прикрепленные ракообразные — морские утки *Lepas*, *Conchoderma* и *Dosima* (*Lepadidae*). На этих субстратах из них встречено 12 видов. Наиболее широко распространены *Lepas anatifera* и *Canchoderma virgatum*. В биоценозах океанического обрастания отмечают также полихеты *Amphinome rostrata*, несколько чаще декапод *Planes minutus* и *Planes* sp. и гастропод (в первую очередь *Fiona pinnata*, а также *Scyllaea pelagica*, *Coryphella athodona* и др.). Представители других групп организмов на фиксированных субстратах отмечены редко. У субстратов с обрастани-

посылок и небольших возможностей самостоятельного передвижения циприсов можно предположить, что их облако перемещается с определенным объемом воды, обычно не выходя за его пределы. Этому соответствует неоднократно отмечаемое отсутствие обрастания Lepadidae при вполне благоприятных для этого условиях (см. также ниже).

Нами обнаружена возможность достаточно строгой приуроченности обрастания *C. virgatum* к водным массам. Так, у экватора в Атлантике оно отсутствовало на 80 и даже на 50 м¹ при вполне благоприятных для него условиях. Это соответствовало поднятию вод подповерхностного течения Ломоносова и вытеснению им поверхностного Пассатного течения, в водах которого было интенсивное обрастание.

Мы также обнаруживали обрастание *C. virgatum* почти исключительно выше слоя термоклина. Некоторое несоответствие этому вполне объяснимо нестабильностью его расположения и недостатком гидрологических данных. Возможно, также, что отдельные личинки все-таки преодолевают границу термоклина. Облака же личинок за пределы квазиоднородного слоя воды не выходят.

Температура. Живые Lepadidae встречены на субстратах при температуре 0—30 °С, иногда и выше [3, 4]. Температура их оседания и развития на фиксированных поверхностях у разных видов может заметно отличаться: например, у *L. australis* она равна 4,9—15,8 °С, у *C. virgatum* — 15,8—27,9 [8, 12, 21, наши данные, и др.].

Соленость. Оседание и развитие Lepadidae на фиксированных субстратах отмечены при солености, близкой к обычной в океане. Например, у *C. virgatum* она равна 31,9—37,2 ‰ [12, наши данные]. Нижний предел солености для выживания рассматриваемых видов Lepadidae составляет около 20—22 ‰ [4].

Содержание растворенного в воде кислорода. Существование Lepadidae (во всяком случае некоторых из них) возможно при весьма малом содержании кислорода. Так, *C. virgatum* найдена нами при 43,8—109,1 % кислорода в воде.

Свет. Считается, что Lepadidae или малочувствительны к свету, или предпочитают затененные места [4].

Скорость потока воды. Lepadidae находили на фиксированных субстратах при скорости течения 0,1—0,8 м · с⁻¹ и на судах, скорость которых превышала 8 м · с⁻¹. Напомним, что скорость потока воды, определяя ее количество, проходящее у субстрата, обуславливает не только снабжение Lepadidae пищей и кислородом, но и плотность их оседающих личинок и поселяющихся на субстрате хищников.

Субстрат. Отмечена [4, и др.] избирательность личинками Lepadidae (при экспозиции до месяца) материала, цвета, положения в воде, степени шероховатости фиксированных субстратов. Так, предпочтительность материалов *C. virgatum* может быть представлена рядом по степени уменьшения плотности и биомассы обрастателей: древесина — пенопласт — эмалевое покрытие металлов — сталь — органическое стекло. Этот же обрастатель предпочитает черные поверхности белым, вертикально расположенные пластины — горизонтально расположенным.

Специфическое свойство Lepadidae — ругофилия, т. е. преимущественное оседание циприсов в углублениях субстрата. Ругофилия может обуславливать плотность обрастателей, вплоть до полного их отсутствия.

Нами неоднократно отмечено также либо уменьшение обрастания или количества его видов, либо его отсутствие на поверхностях, обычно хорошо обрастающих, на сравнительно небольшой (20—40 м²) площади.

Избирательность циприсами усоногих ракообразных субстрата ослабевает и может вообще исчезнуть при невозможности осесть продолжительное время или при увеличении количества оседающих животных [15]. Этим достигается равновесие, математически обоснованное Р. Дойл [16], между

¹ *C. virgatum* мы многократно отмечали в Атлантическом океане на глубине 80, 100, 125 м.

опасностями пелагической жизни, продолжающейся в ожидании лучшего места для оседания, и опасностями, связанными с менее благоприятным для обрастателей субстратом.

Глубина. Виды *Lepas* на фиксированных субстратах встречены преимущественно на глубине 0—4 м, *S. virgatum* — 0—50, *S. auritum* — 1—15 м. Максимальная глубина нахождения следующая: *L. hillii* — 25 м, *L. anserifera* — 50, *L. anatifera* — 75, *S. virgatum* — 125 м [4, 9, 21]. Нужно учесть, что многие (если не все) *Lepadidae* могут жить значительно ниже указанной глубины. Так, *Conchoderma* нередко находили на китообразных, опускающихся на сотни метров.

Таблица 1. Нахождение *Lepadidae* на фиксированных субстратах (по [4])

Район исследования	Lepas							Conchoderma	
	an.	ans.	aus.	ber.	hil.	pec.	tes.	aur.	vir.
Атлантический океан									
центральная часть	+	+	—	—	+	—	—	+	+
экваториальная часть	+	—	—	—	—	—	—	+	+
Саргассово море	+	+	—	—	—	—	—	+	+
Средиземное море	+	—	—	—	—	+	—	—	+
восточная часть	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Карибское море	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Северное море	+	—	—	—	—	—	—	—	—
у Северной Америки	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Индийский океан									
антарктическая часть	—	—	+	—	—	—	—	—	—
южнее Бенгальского залива	—	+	—	—	—	—	—	—	+
Аравийское море	—	+	—	—	+	—	—	—	+
Андаманское море	—	—	—	—	—	—	—	—	+
у п-ова Индостан	—	+	—	—	—	—	—	—	+
Тихий океан									
у Северной Америки	+	+	—	—	—	—	—	—	—
северо-западная часть	+	+	—	+	—	+	—	—	+
северо-западная часть у Новой Зеландии	—	—	+	—	—	+	—	—	+
у Камчатки	+	—	—	+	—	—	—	—	—
у восточной части Австралии	+	—	—	—	—	—	—	—	+

Виды *Polychaeta*, *Decapoda*, *Gastropoda*, *Hydrozoa*, *Bryozoa*, *Algae* на фиксированных субстратах встречены почти исключительно не ниже 3—4 м [4, 9—11].

Трофические условия. Этот важнейший для *Lepadidae* фактор нередко замаскирован. Так, количество доступной для них пищи часто обусловлено скоростью или турбулентностью воды, проходящей через их фильтрующий аппарат. Поэтому, например, большее количество планктона в акватории может не соответствовать большей скорости роста и биомассе *Lepadidae*. Но подобное соответствие удавалось и обнаружить [4].

Район исследований может выступать и как комплекс факторов и как самостоятельный фактор. Нами обобщены наиболее информативные литературные и наши данные о встречаемости видов *Lepadidae* на субстратах, экспонируемых от нескольких суток до нескольких недель, в разных районах Мирового океана. Из 9 учитываемых (наиболее распространенных) видов совместно встречено не более 5 (табл. 1). Видно также, что *S. virgatum* и *L. anatifera* правильно считают наиболее широко распространенными океаническими обрастателями.

Внутри- и межвидовые отношения. Надо полагать, что эти отношения — одна из важнейших причин большой неравномернос-

ти распределения океанического обрастания на фиксированных субстратах [4] в пространстве и во времени.

Lepadidae часто располагаются группами от 2 до сотен особей, нередко разных видов и родов. Неоднократно отмечено оседание личинок на обрастателях, срастание их стебельков [4].

Многokратно находили частично объединенные (в частности, почти полностью) остатки Lepadidae. Обрастателей могли поедать гастроподы, полихеты, декаподы, рыбы. У многих из них отмечена селективность питания. Так, гастропода *Fiona pinnata* поедает *L. anatifera* и *L. anserifera* в большом количестве (один хищник — до 18 экз. за 12 ч), но не поедает *L. pectinata*. Гастроподы *Scyllaea pelagica* и *Coryphella athodona* питаются гидроидами [5]. Организмы океанического обрастания, в частности *Cirripedia* (видимо, Lepadidae. — И. И.), поедают многие рыбы. Причем у некоторых из них, например *Canthidermis villosus*, *Cirripedia* занимают в питании одно из основных мест. Самые крупные особи этого вида поедают исключительно их. Рыбы *Canthidermis maculatus* и *C. sufflamen* питались *C. virgatum*, длина капитулумов которых достигала 9 мм, но отвергали *L. anatifera* и *L. anserifera*¹ [1, 4, 14, 17].

Можно полагать, что среди других причин смертности Lepadidae паразиты и болезни могут играть большую роль, учитывая скученность обрастателей. Но об этом почти ничего неизвестно. Г. Б. Зевина в обзоре [3] упоминает лишь личинок трематод Didymozoidae и Himiuroidae.

Нередко Lepadidae сами выступают в роли хищников, поедая полихет, гастропод, амфипод, рыб и др. [3, 4].

Временной фактор. Действие этого фактора на обрастание многообразно и нередко косвенно.

Выше мы рассматривали возможное влияние на особенности обрастания распределения планктонных личинок во времени. Так, время появления вод, содержащих личинок Lepadidae, определяет видовой состав, плотность и биомассу обрастателей. Обрастание Lepadidae нередко отсутствовало в течение многих суток. В табл. 2 представлены данные разных авторов об обрастании Lepadidae субстратов в зависимости от их экспозиции. Показательно, что при экспозиции субстратов до 3—4 недель нами не отмечено прямой зависимости между ею и количеством видов Lepadidae на них.

Подобная зависимость отсутствует и в находениях *Fiona pinnata*, *Amphipome rostrata* и *Planes minutus* при экспозиции субстратов до 3—6 недель.

Конечно, все это не исключает того, что через какое-то время (в тропиках обычно через недели) разреженный биоценоз перестает быть таковым и места для поселения обрастателей почти не остается. В то же время чем больше проходит времени, тем выше (до определенных пределов) становятся плотность хищников на субстрате и их размеры. Следовательно, увеличивается количество поедаемых ими обрастателей. Возрастает значение и других меж- и внутривидовых отношений.

¹ Как известно [20], избирательное выедание конкурентно преобладающих видов допускает вселение и выживание более слабых конкурентов. Предпочтительное выедание *C. virgatum* вполне согласуется с этим выводом.

Таблица 2. Обнаружение обрастания Lepadidae на фиксированных субстратах в зависимости от экспозиции (сут) (по [4])

Район исследования	Обрастание	
	не най- дено	най- дено
Атлантический океан		
центральная часть	5	7—28
экваториальная часть	—	13—21
Средиземное море	11	4—15
Норвежское море	20—22	—
восточная часть	—	30
Карибское море	—	7
Индийский океан		
у Мальвинских островов	3	—
у Австралии	—	4
у о. Сокотра	3	—
экваториальная часть	4	—
Аравийское море	14	11—12
банка Назарет	—	4
Андаманское море	—	5

Рассмотрим изменения размеров *Lepadidae* со временем. О скорости их роста почти всегда судят по максимальной длине их капитулумов (головок), которой они достигают за определенное время, подразумевая, что циприсы могли осесть сразу же после погружения субстрата в воду. Можно считать, что длина капитулумов *Lepadidae* при одинаковых условиях жизни приблизительно соответствует возрасту обрастателей [4].

Из табл. 3, составленной по данным многих авторов [4], видно, что прирост капитулумов *Lepadidae* изменяется от 0,05 до 1,88 мм · сут⁻¹. Напомним, что скорость роста у фильтрующих ракообразных при достаточном количестве пищи в основном определяет температура. И действительно

Таблица 3. Скорость роста *Lepadidae* на фиксированных субстратах (по [4], с изменениями)

Вид	Экспозиция субстратов, сут	Длина капитулумов, мм	Прирост капитулумов, мм · сут ⁻¹	Температура, °C
<i>Conchoderma auritum</i>	17—40	8—12	0,25—0,71	21—24,6
<i>C. virgatum</i>	5—31	5—20	0,63—1,88	16,9—27,9
<i>Lepas anatifera</i>	11—212	6—40	0,19—1,36	16,9—29
<i>L. anserifera</i>	7—40	7—21	0,47—1,43	21—24,3
<i>L. australis</i>	27—56	~2—28	~0,05—0,50	4,1—15,5
<i>L. beringiana</i>	69	22	0,32	—
<i>L. hillii</i>	11—18	7—20	0,64—1,67	24,1
<i>L. pectinata</i>	4	1	0,25	15,8
<i>L. testudinata</i>	14—48	10—35	0,71—0,73	16,7—20,0

но, наименьшая величина (~0,05) отмечена у *L. australis* в Антарктиде при 4,9 °C [8], наибольшая (1,88 мм · сут⁻¹) — у *V. virgatum* вблизи Индостана [13].

Нередко кроме данных о длине капитулумов *Lepadidae* полезно знать их биомассы, в частности на определенной площади. Рост капитулума сопровождается ростом всего тела и увеличением биомассы животного. Определены зависимости между этими показателями, выраженные уравнением $W = qL^b$, где W — биомасса, мг сырой массы; L — длина капитулума, мм; q , b — коэффициенты. У *C. virgatum*, *C. auritum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *L. pectinata* q принимает значения 0,12—0,20; b — 2,8—3,5 [7].

Надо полагать, что аналогично большинству организмов у *Lepadidae* с возрастом прирост капитулумов уменьшается или вовсе прекращается. Действительно, у *C. virgatum* и *L. anatifera* при увеличении экспозиции с 7—11 до 25—28 сут нами отмечено уменьшение приростов капитулумов с 1,29 и 1,36 до 0,80 и 0,75 мм · сут⁻¹ соответственно. У *L. anserifera* при экспозиции 8, 40 и 107 сут наблюдали прирост 1,00; 0,53 и 0,23 мм · сут⁻¹ соответственно (Anton, 1949.— Цит. по: [17]). Уменьшение скорости роста *Lepadidae* может быть обусловлено также наступлением половозрелости, созревaniem яиц, линькой и т. п. [4].

Основы моделирования органического обрастания. Нами рассмотрены важнейшие факторы, которые могут определять особенности океанического обрастания: глубина расположения субстрата, распределение в воде готовых к поселению на нем организмов, температура и соленость воды, наличие определенных вод, степень пригодности для организмов субстрата, трофические условия, район исследований, время роста организмов, глубина верхней границы термоклина, внутри- и межвидовые отношения организмов. Некоторые факторы, например смывание потоком воды осевших личинок, смертность при метаморфозе и т. д., мы не имели возможности рассмотреть из-за отсутствия данных. Нужно также иметь в виду, что под одним фактором нередко скрывается совокупность факторов. Многие из них связаны.

Но не все они одновременно лимитируют океаническое обрастание. Поэтому лишь в некоторых случаях модель должна включать все извест-

ные нам факторы. В зависимости от целей моделирования возможно и необходимо частичное их исключение. Конечно, при изменении этих целей или ситуации малозначащие факторы и связи могут стать лимитирующими.

При мониторинге, например, можно использовать постоянный хорошо обрастающий субстрат, экспонированный на определенной глубине выше верхней границы термоклина. Следовательно, эти факторы могут не учитываться в модели. При разработке модели обрастания в определенном районе океана со сравнительно постоянными океанографическими параметрами они могут присутствовать как константы. И в других случаях можно минимизировать количество переменных, учитываемых в моделях, без существенной потери их качества.

Нередко исследователи выделяют несколько (иногда один-два) основных лимитирующих обрастание факторов. Мы, например, определили, что сумма влияния глубины расположения субстрата, его экспозиции, трофических условий (сезона исследований) на плотность, биомассу, размеры *C. virgatum* составила 43—70 % при вероятности 0,99.

Мы попытались представить взаимодействия основных компонентов системы океаническое обрастание — среда в виде схемы (рис. 2), на основе которой возможно построение моделей.

Детализируем один из блоков этой схемы — блок «личинки». Напомним, что основная часть океанического обрастания — *Lepadidae*, т. е.



Рис. 2. Блок-схема биоценологических связей пелагического обрастания. Здесь и на рис. 3—5:

а — положительная связь, б — отрицательная

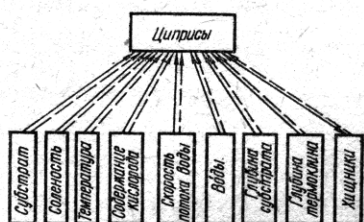


Рис. 3. Блок-схема оседания циприсов *Lepadidae*

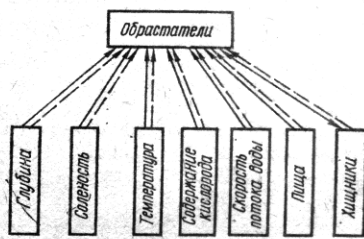


Рис. 4. Блок-схема биоценологических связей обрастателей (*Lepadidae*)

моделирование связей их личинок, представляет особый интерес. Подсистема личинки *Lepadidae* — среда для моделирования может быть представлена в неполном объеме. Так, особенности биоценоза обрастания, видимо, не определяют распределение в воде личинок *Lepadidae*, которые не могут осесть. Поэтому в рассматриваемой подсистеме могут быть учтены только циприсы в воде, готовые к оседанию.

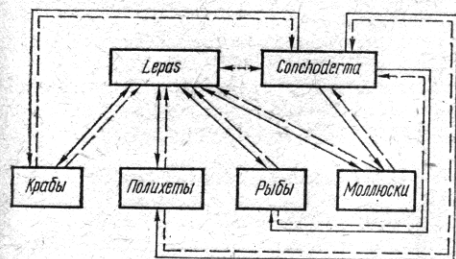


Рис. 5. Блок-схема взаимодействий пелагических обрастателей (*Lepadidae*) и хищников

моделях для целей защиты от обрастания в первую очередь нужно учитывать факторы, влияющие на оседание и прикрепление обрастателей.

Соответственно рассмотренному может быть предложена блок-схема биоценологических связей обрастателей на хорошо обрастающем субстрате

в определенном районе (рис. 4). Из этой схемы также могут быть исключены или в нее добавлены некоторые блоки, имеющиеся — детализированы. Так, для моделирования океанического обрастания в качестве объекта ма-рикультуры должны быть возможно более полно учтены взаимодействия обрастателей и хищников и трофические условия.

Первая версия такого рода детализации показана на рис. 5. На нем представлены два основных рода обрастателей (*Lepas* и *Conchoderma*) и главные группы хищников: рыбы, крабы, моллюски, полихеты.

Таким образом, имеющиеся данные и гипотезы (достаточно удовлетворительно их дополняющие) позволили выработать концептуальные основы моделирования океанического обрастания. Они, в свою очередь, послужили базисом для построения блок-схем связей обрастания со средой и взаимодействий его компонентов.

Автор глубоко благодарен Б. С. Флейшману — инициатору этой статьи и — за неоднократные ее обсуждения, дополнения и критические замечания.

1. Горелова Т. А., Федоряко Б. И. Трофические и трофические связи рыб биоценоза дрейфующих саргассовых водорослей // *Вопр. ихтиологии*. — 1986. — 26, вып. 1. — С. 94—102.
2. Зевина Г. Б. Обрастания в морях СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. — 214 с.
3. Зевина Г. Б. Усоногие раки подотряда *Lepadomorpha* Мирового океана. — Л.: Наука, 1982. — Т. 2. — 222 с.
4. Ильин И. Н. Концептуальные основы моделирования океанического обрастания // *Мониторинг океана*. — М.: Ин-т океанологии, 1986. — С. 130—158.
5. Ильин И. Н., Розинская И. С. Моллюски — нудибранхии в пелагической эпифауне твердых субстратов // *Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ*. — М.: Ин-т океанологии, 1987. — С. 72—75.
6. Кузнецова И. А., Ильин И. Н. Пелагические личинки *Lepadidae* в Саргассовом море // *Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлантического океана*. — Там же, 1980. — С. 15—18.
7. Кузнецова И. А., Морозова Т. В. Размерно-весовая характеристика некоторых видов *Cirripedia thoracica*. Там же. — С. 142—145.
8. Кузнецова И. А., Неуронов А. М. Морская уточка *Lepas australis* в обрастании субантарктических вод // *Океанология*. — 1986. — 26, вып. 6. — С. 1010.
9. Резниченко О. Г. Комплексное исследование плавучего биохора обрастания северо-западной части Тихого океана // *Обрастание и биокоррозия в водной среде*. — М.: Наука, 1981. — С. 109—126.
10. Старостин И. В., Кузнецова И. А., Ильин И. Н., Морозова Т. В. Обрастание в Саргассовом море // *Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлантического океана*. — М.: Ин-т океанологии, 1980. — С. 6—14.
11. Турпаева Е. П., Арсеньев В. С., Морозова Т. В. Обрастание в северо-западной части Тихого океана (по материалам 56-го рейса нис «Витязь») // *Экология массовых видов океанического обрастания*. — М.: Ин-т океанологии, 1981. — С. 7—17.
12. Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н., Кузнецова И. А., Ильин И. Н. Макрообрастание в Тунисском проливе // *Океанология*. — 1976. — 16, вып. 5. — С. 907—911.
13. Annandale N. The rate of growth in *Conchoderma* and *Lepas* // *Rec. Indian Mus.* — 1909. — 3, N 3. — P. 295.
14. Bernstein B. B., Jung N. Selective pressures and coevolution in a kelp conory community in southern California // *Ecol. Monogr.* — 1979. — 49, N 3. — P. 335—355.
15. Crisp D. J. Factors influencing settlement of marine invertebrate larvae // *Chemoreception in Marine Organisms*. — San Francisco: Acad. press, 1974. — P. 177—265.
16. Doyle R. W. Settlement of planktonic larvae a phory of habitat selection in varying environments // *Amer. Natur.* — 1975. — 109, N 966. — P. 113—126.
17. Evans F. Growth and maturity of the barnacles *Lepas hillii* and *Lepas anatifera* // *Nature*. — 1958. — 182, N 4644. — P. 1245—1246.
18. Kühl H. Schiffsbewuchs und Hafenbewuchs. Die Untersuchung gedockter Schiffe // *Schiff und Hafen*. — 1962. — 14, N 4. — S. 347—352.
19. Marine fouling and its prevention. — Annapolis (USA), 1952. — 388 p.
20. Paine R. T. Food web complexity and species diversity // *Amer. Natur.* — 1966. — 100. — P. 65—75.
21. Skerman T. M. Rates of growth in two species of *Lepas* (*Cirripedia*) // *N. Z. J. Sci.* — 1958. — 1, N 3. — P. 402—411.

**CONCEPTUAL MODELLING
OF OLIGOMIXT BIOCENOSIS**

Summary

Biocenosis of oceanic fouling is comparatively simple. Its mathematical modelling may be rather productive when finding general theoretical regularities and practical needs. A conceptual modelling of oceanic fouling has been carried out first on the basis of the factors limiting it. Block-diagrams of the fouling relations with the environment and interaction of its components have been constructed.