



## Biotic links in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)

A. Y. Varigin

*Institute of Marine Biology of NASU, Odessa, Ukraine*

### Article info

Received 11.01.2018

Received in revised form  
13.02.2018

Accepted 15.02.2018

*Institute of Marine Biology  
of NASU, Pushkinska st., 37,  
Odessa, 65011, Ukraine.  
Tel.: +38-048-725-09-18.  
E-mail: sealife\_1@email.ua*

**Varigin, A. Y. (2018). Biotic links in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea). *Biosystems Diversity*, 26(1), 24–29. doi: 10.15421/011804**

This paper reveals the character of the biotic links between the various organisms that compose the fouling community of Odessa Bay (Black Sea). The fouling community of solid substrates is formed by 62 species of invertebrates and 12 species of macrophytes. The edificator species of the community is the Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. The environment-forming role of the mussel, which represents the core of the corresponding consortia, was examined. The leading role of sessile organisms in the formation of a superorganismic structure that significantly modifies the properties of the environment was revealed. Together with the mussel, this structure is formed by the bivalve mollusc *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) and the barnacle crustacean *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854). The proportion of sessile organisms accounts for 24.6% of the total number of species in the community. In this case, they significantly dominate in relative abundance and biomass (78.9% and 98.8%, respectively). The mussels during the process of growth form complexly organized druses, which are peculiar three-dimensional formations, consisting of mussels of different sizes, fastened together with a substrate by an entire network of strong byssus threads. These formations increase the level of heterogeneity of the substrate and increase the variety of available habitats for other animals. The aggregate of these druses is a kind of sedimentary trap in which particles of nutritive detritus accumulate. The availability of accessible habitats, convenient shelters and food reserves attracts various species of invertebrates to the community. Around the core of the consortia a cluster of organisms formed associated with edificator species. An important role is played by trophic links between different mobile organisms and the phyto-component of the community. The ability of the Black Sea mussel to condition the environment, creating favourable conditions for the development of other organisms, characterizes it as an autogenic ecosystem engineer. Trophic and mediopathic links between the organisms that compose the fouling community go beyond it and extend to the inhabitants of the pelagic environment.

**Keywords:** Black Sea mussel; edificator species; fouling community; consortia; ecosystem engineer

## Биотические связи в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря

А. Ю. Варигин

*Институт морской биологии НАНУ, Одесса, Украина*

Рассмотрены биотические связи между организмами, входящими в состав сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. В качестве методологической основы при изучении совокупности организмов, развивающихся на твердом субстрате в прибрежном районе Одесского залива Черного моря, использован консортивный подход. Видом-детерминантом в данном случае выступает черноморская мидия *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Показана средообразующая роль мидии, которая представляет собой ядро соответствующей консорции. Этот двустворчатый моллюск формирует на субстрате надорганизменное образование, существенно модифицирующее характеристики окружающей среды. Мидии образуют сложно устроенные друзы, состоящие из моллюсков разного размера и возраста, повышая уровень гетерогенности субстрата и увеличивая разнообразие доступных местообитаний для других животных. В результате формируется совокупность организмов, связанных с видом-детерминантом многочисленными консортивными связями. Способность черноморской мидии кондиционировать окружающую среду, создавая благоприятные условия для развития других организмов, характеризует ее как экосистемного инженера. Биотические связи между организмами, входящими в состав сообщества обрастания, выходят за его пределы и распространяются на обитателей пелагиали.

**Ключевые слова:** черноморская мидия; эдификатор; сообщество обрастания; консорция; экосистемный инженер

### Введение

В последнее время в гидробиологии активно развивается биоценотический подход к изучению гидроэкосистем, существенным элементом которых являются консорции (Protasov et al., 2010). Понятие «консорция» встречается в научной экологической литературе преимущественно в работах восточноевропейских исследователей (Golubets & Chornobaj, 1983; Tsaryk & Tsaryk, 2002). Этот

термин введен в биоценологию в начале 1950-х годов зоологом В. Н. Беклемишевым и ботаником Л. Г. Раменским, которые проводили свои исследования независимо друг от друга (Beklemishev, 1951; Ramensky, 1952). С тех пор этим направлением занимались многие исследователи, каждый из которых вносил свой вклад в разработку теории консорций (Mazing, 1966; Rabotnov, 1973; Dy-lis, 1973; Voronov, 1974). В настоящее время консорция рассматривается как эволюционно сложившаяся система организмов,

связанных между собой долговременными специфическими отношениями, характеризующимися как консортивные связи. При этом ядром консорции является вид-детерминант – эдификатор этой системы, с которым организмы-консорты связаны непосредственными устойчивыми связями. Согласно современным представлениям консорция рассматривается как элементарная структурно-функциональная единица биогеоценологических систем (Negrobov & Khmelev, 2000).

В любом сообществе существует целая система многообразных связей, которые могут быть классифицированы не только по направлению и силе воздействия, но и качественно (Protasov et al., 2010). Эти консортивные связи, которые В. Н. Беклемишев называл симфизиологическими, разделены им на четыре группы: топические связи, воздействующие на условия обитания организмов; трофические, определяющие доступность и характер пищевых ресурсов; фабрические, возникающие при постройке животными своих жилищ с использованием частей других организмов, и форические, связанные с перемещением в пространстве одних организмов с помощью других (Beklemishev, 1951).

Эти связи чаще всего рассматриваются в современных биоценологических исследованиях в качестве основных (Tsaryk & Tsaryk, 2008). Наименее изученными в настоящее время остаются медиопатические связи, характеризующие взаимоотношения организмов посредством воздействия на общую внешнюю среду с помощью выделения продуктов своей жизнедеятельности. Кроме того, мало изучены фензивные связи, возникающие при использовании одного организма другим в качестве убежища и защитника от хищников (Вуков, 1973).

В англоязычной научной литературе независимо от восточно-европейских исследователей принята концепция организмов экосистемных инженеров, основные положения которой близки к формулировкам теории консорций (Jones et al., 1994). Согласно этой концепции экосистемными инженерами являются организмы-эдификаторы, которые в результате своего развития прямо или опосредованно модифицируют окружающую среду, создавая благоприятные условия для обитания других видов (Jones et al., 1997). Экосистемные инженеры могут повлиять на доступность ресурсов для других организмов посредством модуляции в процессе своей жизнедеятельности ряда биотических и абиотических факторов (Jones et al., 2010). Деятельность экосистемных инженеров преобразует среду, повышая ее гетерогенность и увеличивая разнообразие местообитаний на ландшафтном уровне (Wright & Jones, 2006). В дальнейшем концепция организмов экосистемных инженеров получила свое развитие в работах многочисленных авторов (Crooks, 2002; Borthagaray & Carranza, 2007; Bouma et al., 2009; Zaiko et al., 2009; Cole, 2010).

Таким образом, консортивный подход в изучении совокупности водных организмов позволяет выявлять прямые и опосредованные связи между ними и расширять представления о значимости вида в сообществе (Kharchenko & Protasov, 1981). Цель данной работы – определить характер биотических связей в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря на основе теории консорции, дополненной положениями концепции организмов – экосистемных инженеров.

## Материал и методы исследований

Материал для работы собирали с подводной поверхности бетонных берегозащитных сооружений, расположенных у берегов Одесского залива. Пробы отбирали ежемесячно с января по декабрь 2017 года в районе с координатами 46°28,092 N, 30°45,845 E. Всего собрано 36 проб. При этом использовали металлическую рамку размером 20 × 20 см, обтянутую мельничным газом. Содержимое каждой рамки промывали через систему почвенных сит с минимальным размером ячеей 0,5 мм. Отобранных представителей сообщества обрастания идентифицировали до вида, подсчитывали и взвешивали. В качестве организмов-эдификаторов сообщества, представляющих собой ядро консорции, выделяли двусторчатых моллюсков мидий, а среди консортов различали сессильные и ва-

гильные виды беспозвоночных. Для определения характера биотических связей в сообществе использовали литературные данные, а также материалы собственных исследований по особенностям экологии, жизненных стратегий, репродуктивных возможностей, трофических предпочтений и поведенческих реакций вида-эдификатора и его консортов.

## Результаты и их обсуждение

Основой сообщества обрастания Одесского залива Черного моря являются двусторчатые моллюски, ведущую роль среди которых играет мидия *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Моллюски этого рода имеют довольно широкое распространение. Они создают аналогичные сообщества, поселяясь на твердых субстратах в различных морях Мирового океана (Brajkо, 1985; Oshurkov, 1986; Halaman, 1998; Kashin et al., 2003). При этом значительная часть биомассы этих сообществ формируется именно за счет двусторчатых моллюсков (Zvyagintsev, 2005). Впервые осевшая на поверхность субстрата молодь мидий обычно создает сплошные поселения, в которых моллюски плотно прилегают друг к другу. В этот период твердый субстрат все еще представляет собой поверхность, покрытую своеобразным «ковром», состоящим из одно-возрастных и однородных моллюсков. В дальнейшем в процессе роста мидии увеличивают площадь поверхности своих раковин и формируют сложнотроструированные поселения – друзы, которые коренным образом изменяют свойства субстрата. Друзы представляют собой своеобразные трехмерные образования, состоящие из мидий разных размеров, скрепленных между собой и субстратом сетью прочных биссусных нитей (Zaika et al., 1990).

Дальнейшее усложнение структуры сформированных друз мидий происходит за счет оседания на их раковины других более мелких двусторчатых моллюсков *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), а также усложненных ракообразных *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854). Вследствие этого некоторые друзы становятся трехъярусными. Первый и основной ярус составляют мидии, второй – осевшие на поверхность их раковин митилыстеры и третий – баянусы, домики которых располагаются на створках этих двусторчатых моллюсков. Кроме того, гетерогенность субстрата увеличивает осевшая на биссусные нити мидий молодь таких двусторчатых моллюсков как *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Abra segmentum* (Récluz, 1843) и *Lentidium mediterraneum* (O. G. Costa, 1830). Эти обитатели песчаного дна обычно присутствуют в составе сообщества обрастания лишь на ювенильной стадии развития.

Сформированная моллюсками друза представляет собой надорганизменное образование, существенно модифицирующее характерные свойства субстрата, на котором она расположена. В этом проявляется средообразующая роль мидии, в данном случае представляющей собой ядро соответствующей консорции. Вокруг этого ядра формируется сообщество организмов, связанных с видом-детерминантом многочисленными консортивными связями. Повышение уровня гетерогенности субстрата за счет формирования сложной структуры мидиевых друз увеличивает разнообразие доступных местообитаний для других животных (Svane & Setyobudiandi, 1996; Thiel & Ulrich, 2002; Arribas et al., 2014). Способность построить на субстрате многоярусное надорганизменное образование, обладающее разветвленной инфраструктурой, свидетельствует о принадлежности черноморской мидии к организмам – экосистемным инженерам. Причем эти моллюски относятся к аутогенным экосистемным инженерам ввиду того, что они трансформируют окружающую среду с помощью таких эндогенных процессов как рост и развитие, оставаясь при этом существенной частью вновь созданной структуры (Jones et al., 1997). Значимость морских моллюсков, которые в процессе своей жизнедеятельности существенно модифицируют окружающую среду, была признана сопоставимой с влиянием лесов на функционирование наземных экосистем (Gutierrez et al., 2003).

Возрастание экотопического разнообразия в результате деятельности экосистемных инженеров влечет за собой увеличение

видового богатства сообщества (Tsuchiya & Nishihira, 1986; Norling & Kautsky, 2007). В составе сообщества обрастания Одесского залива Черного моря обнаружено 12 видов макрофитов и 62 вида беспозвоночных. Макрофиты, представляющие автотрофное звено сообщества, связаны с видом-детерминантом прямыми топическими связями. Из-за дефицита свободного субстрата их талломы часто прикрепляются к раковинам мидий (Miyamoto & Noda, 2004). Прямые топические связи прослеживаются также между мидиями и их эпибионтами, к которым в первую очередь относятся митилиастеры и баянусы. На поверхности раковин как мидий, так и митилиастеров располагаются колонии гидроидных полипов *Obelia longissima* (Pallas, 1766), мшанок *Einhornia crustulenta* (Pallas, 1766), а также отдельные экземпляры актиний *Diadumene lineata* (Verrill, 1869).

Все эти сессильные беспозвоночные прочно связаны прямыми топическими связями с видом-детерминантом сообщества обрастания мидий. Конкурентную борьбу за субстрат они обычно проигрывают этому двустворчатому моллюску, который за счет быстрого роста и более крупных размеров вытесняет их с любой твердой поверхности, подходящей для оседания (Brajko, 1974). Таким образом, единственным доступным субстратом для оседания этих беспозвоночных остается внешняя поверхность раковин двустворчатых моллюсков. Подобное явление наблюдается также в пресноводных водоемах. В ходе исследований днепровских водохранилищ обнаружены дружки двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. вместе с сопутствующими беспозвоночными в виде их поселений на раковинах более крупных представителей Bivalvia из родов *Anadonta* и *Unio* (Kharченко & Zorina-Sakharova, 2000).

Мидии ориентированы в дружке так, чтобы беспрепятственно осуществлять фильтрационную активность, поэтому свободное место на поверхности раковин остается лишь в районе заднего края, где расположены сифоны их вододвигательной системы. Здесь обычно прикрепляются эпибионтные организмы. Для усонюгих ракообразных такое месторасположение не только единственно возможное, оно выгодно в трофическом отношении. Дело в том, что мидии, являясь по способу питания активными фильтраторами-седиментаторами, в процессе жизнедеятельности обеспечивают транспорт пищевого материала из окружающей водной среды, создавая благоприятные трофические условия для других организмов сообщества обрастания (Zaika et al., 1990).

Эта особенность пищевого поведения мидий характеризует их как экосистемных инженеров. Способ питания баянусов состоит в активном выхватывании пищевых частиц из окружающей водной среды в помощью ритмичных машущих движений специализированного ловчего аппарата, образованного видоизмененными конечностями. Мидии в процессе фильтрации создают направленные водные потоки (Laihonen & Furman, 1986). Усонугие ракообразные, располагаясь в непосредственной близости от сифонов мидий, используют микровихревые потоки воды, содержащие пищевые частицы. При этом возможность захвата добычи у них значительно возрастает (Moschenko, 2006). Здесь проявляется косвенная трофическая связь между видом-детерминантом сообщества и его консортом.

Молодь другого седентарного моллюска митилиастера также активно оседает среди дружек мидий, предпочитая использовать в качестве субстрата сложную сеть, состоящую из их биссусных нитей. Здесь под покровом моллюсков, превышающих их по размерам на порядок, митилиастеры находят для себя убежище и защиту как от хищников, так и от гидродинамического воздействия водных масс. В данном случае проявляется прямая фензивная связь между молодью митилиастера и видом-детерминантом сообщества. По способу питания митилиастер, так же как мидия, является биофильтратором. Однако трофическая конкуренция в сообществе обрастания между этими видами сведена к минимуму из-за значительных различий размеров пищевых частиц, потребляемых ими (Zaika et al., 1990).

Сформированное на субстрате сложное образование, состоящее из скрепленных нитями биссуса мидий, а также их эпибион-

тов, представляет собой своеобразную седиментационную ловушку, в которой постепенно скапливаются частицы детрита (Yager et al., 1993). Эти частицы имеют различное происхождение. Органический детрит образуется не только в результате разложения останков отмерших животных и растений, но и может формироваться на поверхности любой минеральной частицы в виде сорбированной фракции растворенного в воде органического вещества (Sushenia, 1968). Частицы детрита являются питательной средой для развивающихся на их поверхности бактерий и инфузорий. Кроме того, фильтрационная активность двустворчатых моллюсков приводит к накоплению части их фекалий и псевдофекалий внутри образования, сформированного на субстрате видом-детерминантом и его консортами (Kautsky & Evans, 1987).

Способность к формированию запасов пищевого материала в пределах созданного мидиями надорганизменного образования является еще одной чертой, характеризующей этих моллюсков как экосистемных инженеров. Накопленные запасы питательного детрита привлекают в сообщество обрастания различных беспозвоночных. Прежде всего, к ним относятся представители многощетинковых червей и ракообразных (Jacobi, 1987; Tokeshi, 1995; Hernandez-Aliva et al., 2012). Мелкие малоподвижные полихеты *Polydora cornuta* Bosc, 1802 и *Fabricia sabella* (Ehrenberg, 1837) в пределах сообщества обрастания Одесского залива обитают в трубках, которые они строят из различных мелких частиц и обрывков водорослей. Здесь прослеживаются фабрические связи между различными консортами, а также топические и фензивные связи между ними и видом-детерминантом, так как эти полихеты находят убежище и защиту внутри дружек мидий. Не менее важными являются трофические связи из-за того, что оба вида питаются самыми мелкими фракциями детрита, накопленными в сообществе. К потребителям детрита также относятся личинки хирономид *Thalassomyia frauenfeldi* Schiner, 1856 и *Halocladus virripennis* (Meigen, 1818), связанные косвенными трофическими и прямыми фензивными связями с видом-детерминантом.

Таким образом, наиболее прочные топические связи существуют между видом-детерминантом и сессильными организмами, входящими в состав консорции. Как известно, топические отношения в подобных сообществах всегда являются наиболее устойчивыми (Protasov, 2006). Однако по количеству видов эти сессильные организмы значительно уступают вагильным представителям сообщества обрастания. Как показали проведенные исследования, на долю подвижных организмов приходится свыше 75% от общего числа видов, входящих в сообщество обрастания Одесского залива Черного моря (табл. 1). Подобное явление отмечено и в других морях Мирового океана. В обрастании корпуса судов, находящихся в пределах Японского моря, свыше 61% числа всех видов составляют вагильные организмы (Zvyagintsev, 1985).

**Таблица 1**

Доля сессильного и вагильного компонентов в структуре сообщества обрастания Одесского залива Черного моря

Компоненты сообщества	Относительное число видов, %	Относительная численность, %	Относительная биомасса, %
Сессильные организмы	24,6	78,9	98,8
Вагильные организмы	75,4	21,1	1,2

Как видно из данных, помещенных в таблице 1, 78,9% общей численности сообщества формируется за счет сессильных организмов. Вклад их в общую биомассу еще выше (98,8%). К основным видам, составляющим сессильную компоненту сообщества, относятся мидия, митилиастер и баянус. Причем более 70% численности основных сессильных видов формируется за счет развития митилиастера, в то время как на долю вида-детерминанта консорции – черноморской мидии приходится свыше 90% биомассы (табл. 2). Высокая численность митилиастера формируется за счет массового развития молоди, длиной 1–4 мм, которая среди дружек мидий находит убежище и защиту. На долю молодых особей приходится до 80% от общей численности митилиастера в сообществе.

Среди подвижных видов сообщества выделяются такие представители разноногих ракообразных, как *Stenothoe monoculoides*

(Montagu, 1815), *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853 и *Crassico-rophiium bonelli* (Milne Edwards, 1830). Все они активно потребляют детрит, накапливающийся среди друз мидий. Здесь прослеживаются косвенные трофические связи между видом-детерминантом и его консортами. Несколько видов ракообразных из отряда Amphipoda, обитающих в условиях сообщества обрастания, являются всеядными формами. *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) и *Melita palmata* (Montagu, 1804) кроме детрита потребляют микроводоросли, обрывки макрофитов и останки погибших беспозвоночных (Greze, 1973). Такие виды десятиного ракообразных как *Rhithropanopeus harrisi* (Maitland, 1874), *Palaemon elegans* Rathke, 1837 и *Athanas nitescens* Leach, 1814 также являются всеядными. Они потребляют в пищу как частицы детрита, одноклеточные водоросли, мелких беспозвоночных, так и останки различных обитателей сообщества (Makarov, 2004). Массовые виды ракообразных из отряда Isopoda *Idotea balthica* (Pallas, 1772) и *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli, 1934) потребляют как растительную, так и животную пищу, включая ткани погибших организмов. В этом случае помимо косвенных трофических связей между видом-детерминантом и его консортами, наблюдаются прямые пищевые связи между отдельными консортами.

**Таблица 2**

Доля основных видов в структуре сессильного компонента сообщества обрастания Одесского залива Черного моря

Основные виды	Относительная численность, %	Относительная биомасса, %
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	11,7	90,5
<i>Mytilaster lineatus</i>	70,5	4,5
<i>Amphibalanus improvisus</i>	17,8	5,0

Молодь равноногих ракообразных в качестве пищевого объекта часто использует выделения черноморских мидий (Khmeleva, 1973). Активно фильтрующие морскую воду моллюски выбрасывают в окружающую среду определенное количество агрегированных выделений. Мидия, размером около 55 мм, в течение одного часа своей фильтрационной активности продуцирует до 12 мг таких выделений. Агрегированные выделения мидий обычно покрыты слизистой оболочкой, на поверхности которой адсорбируются микроорганизмы (Govorin, 1993). Молодые особи равноногих ракообразных, у которых еще не полностью сформировался ротовой аппарат грызущего типа, активно потребляют эти ценные в пищевом отношении выделения мидий. Здесь прослеживаются прямые трофические связи между видом-детерминантом и его консортами.

Кроме ракообразных в группу всеядных подвижных беспозвоночных входят эррантные полихеты *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards, 1834) и *Nereis zonata* Malmgren, 1867. Все они помимо детрита питаются мелкими беспозвоночными и микроводорослями (Kiseleva, 2004). Другие виды полихет являются типичными хищниками: *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767), *H. reticulata* (Claparede, 1870), *Genetyllis tuberculata* (Bobretzky, 1868), *Myrtea picta* (Quatrefages, 1866) и *Salvatoria clavata* (Claparede, 1863). Они питаются мелкими, чаще всего ослабленными, беспозвоночными (Kiseleva, 2004). В этом случае проявляются прямые трофические связи между различными консортами.

Активное развитие поселений макро- и микрофитов привлекает в сообщество обрастания Одесского залива растительоядных беспозвоночных. К фитофильным видам, проявляющим прямые трофические связи с микрофитокомпонентой сообщества, относятся мелкие брюхоногие моллюски *Setia valvatoidea* Milachevitch, 1909 и *Mohrensternia lineolata* (Michaud, 1882). Они питаются микроводорослями, которые покрывают все доступные им поверхности, включая раковины двусторчатых моллюсков (Rachinskaya and Polchenko, 2001). Кроме того, к растительоядным беспозвоночным относятся такие виды ракообразных из отряда Amphipoda как *Amphithoe ramondi* Audouin, 1826, *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813) и *Hyale pontica* Rathke, 1847. Первый из них проявляет не только трофические, но и фабрические связи с макрофит-

токомпонентой сообщества. Он почти постоянно обитает в трубках, построенных из обрывков водорослей (Greze, 1977). Причем для такого строительства этот представитель отряда Amphipoda обычно использует наиболее массовый в сообществе обрастания Одесского залива вид водорослей *Ceramium rubrum* auct. Rrauss, 1846. Свои жилые трубки *A. ramondi* чаще всего прикрепляет к этим же макрофитам, что позволяет ему питаться, не покидая полностью свое убежище. Второй вид (*D. spinosa*) в течение суток обычно совершает вертикальные миграции, питаясь различными видами водорослей (Greze, 1965). Третий (*H. pontica*) – предпочитает держаться в верхнем горизонте сообщества, потребляя в пищу представителей мелких эпифитных водорослей (Greze, 1973). В этом случае проявляются прямые трофические связи между отдельными консортами.

Практически все подвижные обитатели сообщества обрастания связаны с видом-детерминантом прямыми фензивными связями. Полихеты и брюхоногие моллюски среди друз мидий находят себе убежище и защиту от хищников. Ракообразные в связи с особенностями своего роста и развития периодически нуждаются в убежищах во время линьки, так как в этот период они становятся беззащитными, лишаясь твердого внешнего скелета. Сброшенные личинные шкурки представителей отряда Amphipoda служат пищевым объектом для таких равноногих ракообразных как *I. balthica* (Khmeleva, 1973). Здесь проявляются опосредованные трофические связи между консортами. Молодь некоторых полихет, брюхоногих моллюсков и ракообразных предпочитает использовать в качестве убежища пустые домики отмерших баянусов (Zakutsky, 1965). В этом случае проявляется опосредованная фензивная связь между консортами.

Форические связи встречаются в сообществе обрастания довольно редко. В качестве примера таких взаимоотношений можно привести малоподвижных крабов *R. harrisi*, на карапаксе которых иногда поселяются баянусы *A. improvisus*. В этом случае между двумя консортами прослеживаются не только прямые топические связи, но и косвенные трофические. Баянусам достаются взвешенные пищевые частицы – остатки добычи крабов, попавшие в воду в результате активной работы их клешней и челюстей.

Поселения мидий в процессе своего развития модифицируют условия жизни не только для соседствующих с ними организмов, но и для обитателей пелагических фитопланктонных сообществ (Soloveva et al., 1977). В этом случае проявляются медиопатические связи между обитателями твердых субстратов и пелагическими организмами, выходящие за рамки биотических взаимоотношений внутри одного сообщества, и осуществляемые посредством воздействия на общую водную среду с помощью экскреции мидиями продуктов своей жизнедеятельности в виде растворенного органического вещества (РОВ).

Эксперименты, проведенные с черноморскими мидиями *M. galloprovincialis*, показали, что они в результате своей жизнедеятельности выделяют в окружающую воду определенное количество РОВ. Причем интенсивность этой экскреции зависит от размера и физиологического состояния моллюсков (Brajko, 1979). Черноморская мидия размером 50–55 мм в результате своей фильтрационной активности в течение суток выделяет в окружающую среду 0,42–0,69 мг/л РОВ. Это происходит, прежде всего, в результате неполного сгорания продуктов обмена в процессе усвоения моллюсками пищевых объектов. С наступлением нереста интенсивность выделения РОВ мидиями существенно возрастает. В этот период мидия такого же размера увеличивает выделение растворенного органического вещества до 1,00–1,44 мг/л в сутки (Brajko, 1979). Анализ состава метаболитов баренцоморских мидий *Mytilus edulis* показал, что они выделяют в окружающую водную среду белки, составляющие до 5% от всех выделяемых веществ, а также аминокислоты (1,2%) и нуклеиновые кислоты (0,3%). Больше всего (до 42%) в составе растворенного органического вещества содержится углеводов. Кроме того, мидии выделяют витамин B<sub>12</sub> в количестве около 1,4 мг/г сухого веса моллюсков (Galkina, 1982). Эти соединения могут быть использованы для роста и развития фитопланктонных организмов. Причем наиболь-

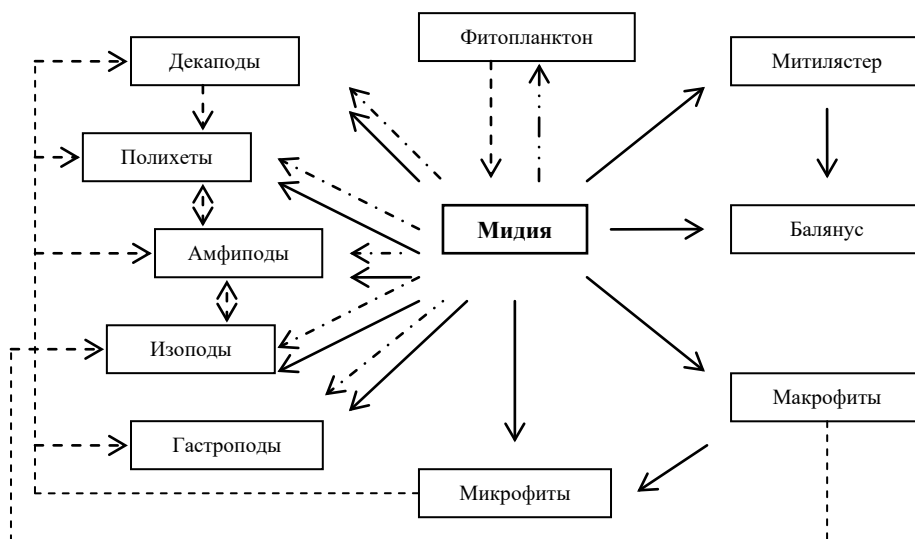
шую ценность для них представляют азот- и фосфорсодержащие вещества, а также углеводы как источники углерода (Khaylov, 1971). А в качестве стимулятора роста для одноклеточных водорослей выступает витамин B<sub>12</sub> (Ptorp, 1970).

Поступление в морскую среду этих органических веществ, входящих в состав метаболитов мидий, является важным фактором, влияющим на продуктивность фитопланктонных сообществ. Эксперименты, проведенные на Белом море, показали, что растворенные органические вещества метаболитов мидий стимулируют рост популяции фитопланктона и регулируют структуру фитопланктонного сообщества (Soloveva et al., 1977). В то же время осветление больших объемов морской воды в результате фильтрационной активности мидий существенно меняет экологические условия для обитателей пелагиали. Повышение прозрачности во-

ды улучшает проникновение солнечной радиации, что способствует усилению фотосинтетической активности одноклеточных водорослей и влияет на их продуктивность (Galkina, 1982).

В свою очередь, обитатели пелагиали оказывают определенное влияние на развитие мидийных поселений. Начало процесса размножения мидий обычно совпадает с бурным развитием фитопланктона в этом районе моря. Обильное питание половозрелых моллюсков одноклеточными водорослями оказывает стимулирующее воздействие на вымет ими половых продуктов. Причем этот фактор более значим для размножения мидий, чем температура морской воды (Kautsky, 1982).

В целом основные биотические связи в сообществе обрастания, а также характер взаимодействия вида-детерминанта с пелагially можно представить в виде блок-схемы (рис.).



**Рис.** Блок-схема основных биотических связей в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря: топические (прямая линия), трофические (пунктир), фензивные (пунктир с точкой), медиапатические (пунктир с двумя точками)

В центре этой схемы расположен вид-эдификатор — мидия. В правой части находятся сессильные организмы-консорты, в левой — вагильные. На схеме лишь прикрепленные беспозвоночные (митилистер и баланус) обозначены как отдельные виды. Остальные организмы, из-за их многочисленности, входят в состав соответствующих таксонов. Вверху схематично изображен фитопланктон, внизу — макро- и микрофитокомпонента сообщества обрастания. Как видно из схемы, вид-детерминант связан со своими сессильными консортами, в основном, топическими связями, а с вагильными — еще и фензивными. Прямые трофические связи прослеживаются между подвижными организмами, а также фитокомпонентой сообщества. За пределы сообщества обрастания выходят медиапатические и трофические связи с фитопланктоном, развивающимся в пелагиали.

## Выводы

Черноморская мидия формирует устойчивую консортивную систему, в которой она выступает в роли вида-детерминанта, связанного как с консортами, обитающими в пределах этой системы, так и с организмами пелагиали. Наиболее прочными оказались топические связи детерминанта с его консортами. Существенное значение имеют также фензивные связи между мидией и сопутствующими организмами (особенно на ювенильной стадии их развития). Фитокомпонента сообщества связана с детерминантом топическими связями, а с его консортами — трофическими. Черноморская мидия в процессе формирования поселений на твердом субстрате проявляет свойства вида — экосистемного инженера, модифицируя окружающую среду и создавая благоприятные условия для обитания других видов. С обитателями пелагиали мидия связана трофическими и медиапатическими связями.

## References

- Aribas, L. P., Donnarumma, L., Palomo, M. G., & Scrosati, R. A. (2014). Intertidal mussels as ecosystem engineers: Their associated invertebrate biodiversity under contrasting wave exposures. *Marine Biodiversity*, 44, 203–211.
- Beklemishev, V. N. (1951). O klassifikatsii biocenoticheskikh (simfiziologicheskikh) svyazey [On the classification of biocenotic (symphysiological) links]. *Bulletin of the Moscow Society of Nature Researchers, Department of Biology*, 56(5), 3–30 (in Russian).
- Borthagaray, A., & Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica*, 32, 243–250.
- Bouma, T. J., Olenin, S., Reise, R., & Ysebaert, T. (2009). Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgolander Marine Research*, 63, 95–106.
- Brajko, V. D. (1974). Nekotorye sukcesivnye zakonomernosti v soobshchestve makroobrastanij [Some successive regularities in the macrofouling community]. *Oceanology*, 14(2), 345–348.
- Brajko, V. D. (1979). Metabolity midij i rol' ih v modifikatsii mikrouslavij cenoza obrastanij [Metabolites of mussels and their role in modification of microconditions in fouling cenosis]. *Biology of Sea*, 48, 9–15.
- Brajko, V. D. (1985). Obrastanie v Chernom more [Fouling in the Black Sea]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Bykov, B. A. (1988). *Ekologicheskij slovar' [Ecological dictionary]*. Nauka, Alma-Ata (in Russian).
- Cole, V. J. (2010). Alteration of the configuration of bioengineers affects associated taxa. *Marine Ecology Progress Series*, 416, 127–136.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153–166.
- Dylis, N. V. (1973). O strukture konsorcij [On the structure of consortia]. *Journal of Common Biology*, 34(4), 575–580 (in Russian).
- Galkina, V. N. (1982). Metabolity midij (*Mytilus edulis*) v sostave rastvorennoho organicheskogo veshchestva morskoy vody [Metabolites of mussels (*Mytilus edulis*) in the composition of dissolved organic matter of sea water]. *Oceanology*, 22(1), 125–129 (in Russian).



- Golubets, M. A., & Chornobaj, Y. M. (1983). Konsorcija jak elementarna ekologichna systema [Consortia as an elementary ecological system]. *Ukrainian Botanical Journal*, 40, 23–28 (in Ukrainian).
- Govorin, I. A. (1993). Bakterial'naja obsemenennost' agregirovannyh vydelenij chemomorskih midij i sanitarno-jekologicheskoe znachenie biootlozhenij kul'tiviruemyh molluskov [Bacterial contamination of the aggregated secretions of the Black Sea mussels and the sanitary and ecological significance of the bio-depositions of cultivated mollusks]. *Biology of Sea*, 19(1), 90–97 (in Russian).
- Greze, I. I. (1965). O sutochnyh vertikal'nyh migracijah nekotoryh bokoplavov v Chernom i Azovskom morjah [On the daily vertical migrations some amphipods in the Black and Azov Seas]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Greze, I. I. (1973). Pitanie amfipod Chernogo morja [Feeding of the Black Sea amphipods]. *Nauka, Moscow* (in Russian).
- Greze, I. I. (1977). Amfipody Chernogo morja i ih biologija [Amphipods of the Black Sea and their biology]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Gutierrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: The role of the shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79–90.
- Halaman, V. V. (1998). Sopriazhennost' prostranstvennyh raspredelenij organizmov v Belomorskih soobshhestvah obrastaniya [Conjugation of spatial distributions of organisms in the White Sea fouling communities]. *Journal of Common Biology*, 59(1), 58–73 (in Russian).
- Hernandez-Aliva, I., Tagliafico, A., Rago, N., & Marciano, J. (2012). Composition of decapod crustacean assemblages in beds of *Pinctada imbricata* and *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) in Cubagua Island, Venezuela: Effect of bed density. *Scientia Marina*, 76(4), 705–712.
- Jacobi, C. M. (1987). Spatial and temporal distribution of Amphipoda associated with mussel beds from the Bay of Santos (Brazil). *Marine Ecology Progress Series*, 35, 51–58.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946–1957.
- Jones, C. G., Gutierrez, J. L., Byers, J. E., Crooks, J. A., Lambrinos, J. G., & Talley, T. S. (2010). A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119, 1862–1869.
- Kashin, I. A., Bagaveeva, E. V., & Chaplygin, S. F. (2003). Soobshestva obrastaniya gidrotehnicheskikh sooruzhenij v zalive Nahodka (Japonskoe more) [Fouling communities of hydraulic structures in the Nakhodka Bay (Sea of Japan)]. *Biology of Sea*, 29(5), 307–319 (in Russian).
- Kautsky, N. (1982). Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Marine Biology*, 68(2), 143–160.
- Kautsky, N., & Evans, S. (1987). Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 38, 201–212.
- Kharchenko, T. A., & Zorina-Sakharova, E. E. (2000). Konsorcija dvustvorchatykh molluskov litorali ravninnogo vodohranilishha kak strukturno-funkcional'naja sovokupnost' gidrobiontov [Consortia of bivalve mollusks of the littoral of the plain reservoir as a structural and functional aggregate of hydrobionts]. *Hydrobiological Journal*, 36(5), 9–17 (in Russian).
- Kharchenko, T. A., & Protasov, A. A. (1981). O konsorciyah v vodnyh jekosistemah [On consortia in aquatic ecosystems]. *Hydrobiological Journal*, 17(4), 15–20 (in Russian).
- Khaylov, K. M. (1971). Ekologicheskij metabolizm v more [Ecological metabolism in the sea]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Khmeleva, N. N. (1973). Biologija i energeticheskij balans morskikh ravnogolih rakobraznyh (*Idotea baltica basteri*) [Biology and energy balance of marine isopod crustaceans (*Idotea baltica basteri*)]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Kiseleva, M. I. (2004). Mnogoshchetinkovyje chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morej [Polychaetes (Polychaeta) of the Black and Azov Seas]. *Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Apatity* (in Russian).
- Laihonon, P., & Furman, E. R. (1986). The site of attachment indicates commensalism between blue mussel and its epibiont. *Oecologia*, 71, 38–40.
- Makarov, Y. N. (2004). Desjatinogie rakobraznye [Decapod crustaceans]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Mazing, V. V. (1966). Konsorcii kak jelementy struktury biocenozov [Consortias as elements of the structure of biocenoses]. *Proceedings of the Moscow Society of Nature Researchers*, 27, 117–127 (in Russian).
- Miyamoto, Y., & Noda, T. (2004). Effects of mussels on competitively inferior species: Competitive exclusion to facilitation. *Marine Ecology Progress Series*, 276, 293–298.
- Moschenko, A. V. (2006). Rol' mikromasshtabnoj turbulentnosti v raspredelenii i izmenchivosti bentosnyh zhivotnyh [Role of microscale turbulence in the distribution and variability of benthic animals]. *Dal'nauka, Vladivostok* (in Russian).
- Negrobov, V. V., & Khmelev, K. F. (2000). Sovremennye koncepcii konsorcio-logii [Modern concepts of consortiology]. *Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry and Biology*, 118–121 (in Russian).
- Norling, P., & Kautsky, N. (2007). Structural and functional effects of *Mytilus edulis* on diversity of associated species and ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 163–175.
- Oshurkov, V. V. (1986). Razvitie i struktura nekotorykh soobshhestv obrastaniya v Avachinskom zalive [Development and structure of some fouling communities in the Avacha Bay]. *Biology of Sea*, 5, 20–27 (in Russian).
- Propp, L. N. (1970). O sezonnoj dinamike vitamina B<sub>12</sub> i izmenchivosti fitoplanktona v Dal'nezelenec'koj gube Barenceva morja [On the seasonal dynamics of vitamin B<sub>12</sub> and the variability of phytoplankton in the Dalenezelenec Bay of the Barents Sea]. *Oceanology*, 10(5), 851–857 (in Russian).
- Protasov, A. A. (2006). O topicheskikh otnoshenijah i konsortivnyh svyazjah v soobshhestvah [On the topical relations and consortia links in communities]. *Siberian Ecological Journal*, 1, 97–103 (in Russian).
- Protasov, A. A., Yurishinets, V. I., & Morozovskaya, I. A. (2010). Konsorcija i konsortivnye otnosheniya v gidrobiocenozah [Consortia and consortia relations in hydrobiocenoses]. *Hydrobiological Journal*, 46(3), 3–18 (in Russian).
- Rabotnov, T. A. (1973). Nekotorye voprosy izucheniya konsorcij [Some issues of studying consortia]. *Journal of Common Biology*, 34(3), 407–416 (in Russian).
- Rachinskaya, A. V., & Polchenko, E. A. (2001). Obrastaniya mikroskopicheskimi vodorosljami tverdykh substratov Odesskogo zaliva Chernogo morja [Fouling microscopical algae of the solid substrates in Odessa Bay, Black Sea]. *Scientific Notes of Ternopol State Pedagogical University. Series: Biology*, 15(4), 151–153 (in Russian).
- Ramensky, L. G. (1952). O nekotorykh principial'nyh polozhenijah sovremennoj geobotaniki [On some principal provisions of modern geobotany]. *Botanical Journal*, 37, 181–201 (in Russian).
- Soloveva, A. A., Galkina, V. N., & Garkavaya, G. P. (1977). Eksperimental'noe izuchenie vlijaniya rastvorennoho organicheskogo veshhestva metabolitov midij na prirodnoe soobshhestvo fitoplanktona Belogo morja [Experimental study of the effect of dissolved organic matter of mussel metabolites on the natural community of the White Sea phytoplankton]. *Oceanology*, 18(5), 918–925 (in Russian).
- Sushenia, L. M. (1968). Detrit i ego rol' v produkcionnom processe v vodoemah [Detritus and its role in the production process in water bodies]. *Hydrobiological Journal*, 4(2), 77–84 (in Russian).
- Svane, I., & Setyobudiandi, I. (1996). Diversity of associated fauna in beds of the blue mussel *Mytilus edulis* L.: Effects of location, patch size, and position within the patch. *Ophelia*, 45, 39–54.
- Thiel, M., & Ulrich, N. (2002). Hard rock versus soft bottom: The fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottom along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgoland Marine Research*, 56, 21–30.
- Tokeshi, M. (1995). Polychaete abundance and dispersion patterns in mussel beds: A non-trivial infaunal assemblage on a Pacific South American rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 125, 137–147.
- Tsaryk, J. V., & Tsaryk, I. J. (2002). Konsorcija jak zagal'nobiotychnye javyshhe [Consortia as a general biotic phenomenon]. *Visnyk of Lviv University. Series: Biology*, 28, 163–169 (in Ukrainian).
- Tsaryk, J. V., & Tsaryk, I. J. (2008). Topichni ta fabrychni zv'jazky v konsorcii, ih znachennja u zberezhenni biotychnogo riznomanittja [Consortium topical and fabric links and their role in biotic diversity preservation]. *Studia Biologica*, 2(1), 71–76 (in Ukrainian).
- Tsuchiya, M., & Nishihira, M. (1986). Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: Effect of *Mytilus* age structure on the species composition of the associated fauna and community organization. *Marine Ecology Progress Series*, 31, 171–178.
- Voronov, A. G. (1974). K ponjatiju o konsorciyah [On the notion of consortia]. *Journal of Common Biology*, 35(2), 236–241 (in Russian).
- Wright, J. P., & Jones, C. G. (2006). The concept of organism as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations and challenges. *BioScience*, 56(3), 203–209.
- Yager, P. L., Nowell, A. R., & Jumars, P. A. (1993). Enhanced deposition to pits: A local source for benthos. *Journal of Marine Research*, 51(1), 209–236.
- Zaika, V. E., Valovaja, N. A., Povchun, A. S., & Revkov, N. K. (1990). Mitilidy Chernogo morja [Mitilids of the Black Sea]. *Naukova Dumka, Kyiv* (in Russian).
- Zaiko, A., Daynys, D., & Olenin, S. (2009). Habitat engineering by the invasive zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in a boreal coastal lagoon: Impact on biodiversity. *Helgoland Marine Research*, 63, 85–94.
- Zakutsky, V. P. (1965). "Domiki" *Balanus improvisus* kak ubezhishha dlja drugih organizmov ["Houses" of *Balanus improvisus* as a refuge for other organisms]. *Zoological Journal*, 44(7), 1092 (in Russian).
- Zvyagintsev, A. Y. (2005). Morskoe obrastanie v severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana [Marine fouling in the northwestern part of the Pacific Ocean]. *Dal'nauka, Vladivostok* (in Russian).