



УДК 551.468.3(262.5)

Трофическая структура сообщества обрастания Одесского залива Черного моря

А.Ю. Варигин

Институт морской биологии НАНУ, Одесса, Украина

Определена трофическая структура прибрежного сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. Рассмотрены спектры питания входящих в него видов и основные трофические связи между ними. Отмечена минимизация межвидовой пищевой конкуренции внутри сообщества. Определены основные источники поступления пищевого материала в сообщество обрастания. Значительная часть пищи в виде детрита, растворенного органического вещества и мелких планктонных организмов попадает в сообщество из водной толщи. Фильтрационная деятельность мидий и других сестонофагов способствует привлечению пищевого материала в сообщество. Первичными продуцентами в сообществе выступают макро- и микрофиты, которые развиваются за счет своей фотосинтетической активности и обеспечивают пищевые потребности растительноядных животных. Виды, относящиеся к трофической группе детритофагов, потребляют различные фракции детрита, накапливающегося среди переплетений биссусных нитей двустворчатых моллюсков. При этом друзья мидий выступают в роли седиментационной ловушки, собирающей детрит. Представители небольшой группы плотоядных по численности составляют около 1%, а по биомассе – менее 0,6% от общих показателей по сообществу. В качестве консументов в сообществе обрастания выступают рыбы, обитающие среди зарослей макрофитов. Выявлена центральная роль вида-эдификатора *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 в пищевых взаимоотношениях между организмами, входящими в состав сообщества обрастания. В сообществе обрастания наибольшей относительной численности достигают представители сестонофагов и полифагов (36,6%), а биомассы – сестонофагов (97,7%). Индекс однообразия пищевой структуры сообщества составляет 0,94, что подтверждает значительное преобладание по биомассе двустворчатых моллюсков над другими видами сообщества.

Ключевые слова: беспозвоночные животные; пищевые связи; детритофаги; сестонофаги; полифаги

Trophic structure of the fouling community in Odessa Bay (Black Sea)

A.Y. Varigin

Institute of Marine Biology of NASU, Odessa, Ukraine

The trophic structure of the coastal fouling community of Odessa Bay (Black Sea), which was composed of 10 species of macrophytes, 57 invertebrate species and 4 species of fish, was determined. The basic trophic relationship between organisms composing the community is shown. A minimization of interspecific trophic competition within the community is noted. The main sources of food material entering the fouling community were determined. We show that a significant proportion of food in the form of detritus, dissolved organic matter and small planktonic organisms enters the community from the water column. Filtration and pumping activity of sestonophage-organisms, particularly mussels, helps to attract food material to the community. Primary producers of the community are macrophytes and microphytes, which develop on account of their photosynthetic activity and ensure the provision of food to herbivores. The trophic group of detritophages consumes different fractions of the detritus which accumulates in the byssus threads of bivalve molluscs. In this context, mussel druses act as sediment traps, collecting detritus. Numerous polyphages, which are essentially omnivores and do not usually lack food material, were noted in the community. A small group of carnivorous invertebrates, whose representatives actively attack small animals, was identified. The abundance of these species in the community was about 1%, and their biomass less than 0.6%. Fish living in macrophyte weeds are the consumers in the community. We determined that the highest relative abundance (over 36%) in the fouling community was reached by sestonophages and polyphages. We found that the undisputed leader in the relative biomass (over 97%) in the fouling community of Odessa

Bay was the sestonophages (mainly composed of mussels). We determined that the trophic structure index of the community was 0.94, which confirms the significant dominance in biomass of bivalves over other species in the fouling community.

Keywords: invertebrate animals; trophic relationship; detritophages; sestonophages; polyphages

Введение

Наличие пищевых ресурсов является ведущим экологическим фактором, от которого зависит жизнедеятельность организмов в морской среде. Качество, количество и степень доступности пищи определяют способы ее добычи, выражающиеся в соответствующих адаптациях отдельных видов (Neiman and Karpinsky, 2013). Трофические взаимоотношения этих видов обычно относятся к важнейшим биоэкологическим связям внутри любого сообщества (Protasov, 2011). От того, как распределяются и расходуются доступные пищевые ресурсы в сообществе, зависит рост, развитие и репродукция входящих в него членов (Burkovsky, 2006).

Прибрежное сообщество обрастания, как, впрочем, и другие биологические системы, может нормально функционировать и развиваться лишь при наличии внешнего источника вещества и энергии (Alimov, 2000). Для двусторчатого моллюска мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, поселения которого на твердом субстрате обычно выступают в качестве основы сообщества, таким источником является окружающая водная среда (Aleksandrov, 2008). Все обменные процессы, включая дыхание, питание и выделение, происходят в организме этого моллюска за счет работы вододвигательной системы, с помощью которой вода, содержащая кислород и пищевые элементы, прокачивается через специализированные органы животного (Govorin and Shatsillo, 2010). В этом смысле мидия, как и другие митилиды, трофически полностью зависит от состава и количества пищевых частиц, содержащихся в воде (Zaika et al., 1990).

Процесс добывания пищи у неподвижных сестонофагов, к которым относятся митилиды, происходит как с помощью собственной фильтрационной активности, так и за счет движения водных масс, интенсивность которого в прибрежной зоне моря зависит от конкретной гидрометеорологической ситуации. В природных водоемах вода постоянно находится в движении, что способствует как притоку пищи и кислорода к прикрепленным видам, так и отведению продуктов их метаболизма. Действие этого фактора на водные организмы по своему значению сопоставимо с влиянием света и температуры (Moshchenko, 2006).

В сообществе обрастания мидии являются важнейшими организмами-эдификаторами потому, что в процессе роста и развития они модифицируют характерные свойства твердого субстрата, на котором поселяются (Borthagaray and Carranza, 2007). В результате их средообразующей деятельности в сообществе обрастания создаются благоприятные условия для обитания более мелких организмов (Commito and Rusignuolo, 2000). Мидии, развиваясь на твердом субстрате, преобразуют среду, повышая уровень ее гетерогенности и увеличивая разнообразие доступных местообитаний (Jones et al., 1994; Jones et al., 1997). Такое возрастание экотопического разнообразия обычно влечет за собой увеличение видового богатства сообщества обрастания (Tsuchiya and

Nishihira, 1985; Wright et al., 2002). Кроме того, мидии, являясь мощными биофильтраторами, обеспечивают транспорт пищевого материала из окружающей водной среды, создавая благоприятные трофические условия для других организмов сообщества обрастания (Frechette et al., 1989; Gutierrez et al., 2003). В итоге отношения между видом-эдификатором и связанными с ним организмами в значительной мере отражаются на особенностях трофической структуры сообщества обрастания (Ragnarsson and Raffaelli, 1999; Cummings et al., 2001).

Цель работы состояла в определении трофической структуры прибрежного сообщества обрастания Одесского залива Черного моря, включая выявление источников поступления пищевого материала в сообщество и выяснение характера трофических связей между организмами, входящими в его состав.

Материал и методы исследований

Материал собирали с подводной поверхности бетонных берегозащитных сооружений, расположенных у берегов Одесского залива. Пробы отбирали ежемесячно с января по декабрь 2015 г. 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 ячеек 0,5 мм. Отобранных представителей сообщества обрастания идентифицировали до вида, подсчитывали и взвешивали. При описании их количественных параметров использовали общепринятые показатели численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²). При выделении трофических групп использовали литературные данные по спектрам питания отдельных видов. Для оценки степени сложности трофических взаимодействий в сообществе обрастания применяли индекс однообразия его пищевой структуры (Kiseleva, 1981).

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований в составе сообщества обрастания Одесского залива обнаружено 10 видов макрофитов, относящихся к отделам Chlorophyta, Rhodophyta и Phaeophyta. Все они входили в группу первичных продуцентов сообщества. Как показал анализ ежемесячных проб, для этих макрофитов характерен сезонный цикл развития. В теплый период года в сообществе обрастания наиболее массово были представлены такие виды зеленых водорослей как *Ulva intestinalis* L., 1753, *Cladophora laetivirens* (Dillwyn) Kütz., 1843, *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Agardh, 1823. Среди красных водорослей в это время наиболее распространенными были *Ceramium rubrum* Auct. Rrauss, 1846, *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb., 1819, *Lomentaria clavellosa* (Turn.) Gail., 1863, а среди бурых – *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngb., 1819 и *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link., 1833. В холодный период года среди

красных водорослей доминировали *Porphyra leucostica* Thur, 1863, а среди зеленых – *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch., 1874.

Причем каждый из этих видов макрофитов образует массовые скопления на определенной глубине, что связано с особенностями проникновения солнечных лучей в толщу морской воды (Bolshakov and Bolshakov, 2010). *U. intestinalis* и *U. penicilliformis* предпочитают прикрепляться у самой поверхности воды, образуя на субстрате горизонтальную полосу шириной около 0,5 м. Чуть глубже развиваются *B. plumosa*. Самой теневыносливой из зеленых водорослей является *C. laetivirens*. Красные и бурые водоросли часто прикрепляются к раковинам мидий, которые, в свою очередь, прочно закрепляются на субстрате с помощью многочисленных биссусных нитей. Талломы этих макрофитов в условиях прибрежного сообщества обрастания обычно в той или иной степени покрываются эпифитными микроводорослями (Номова, 2009). Кроме того, эти микроэпифиты, ведущая роль среди которых принадлежит диатомовым водорослям, покрывают все доступные им поверхности, включая раковины двустворчатых моллюсков, а также свободные участки субстрата (Rachinska and Polchenko, 2001).

В составе прибрежного сообщества обрастания Одесского залива также обнаружено 57 видов беспозвоночных, принадлежащих к 13 таксонам. По способу питания виды, обитающие в сообществе обрастания, принадлежат к пяти трофическим группам: сестонофагов, детритофагов, фитофагов, плотоядных и полифагов. При этом в группу полифагов входило наибольшее в процентном отношении число видов. Более чем в два раза меньше видов было в группах сестонофагов, детритофагов и фитофагов. Самой малочисленной по количеству видов была трофическая группа плотоядных (рис.).

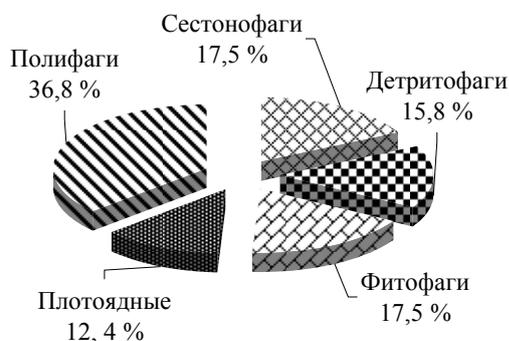


Рис. Процентное соотношение трофических групп беспозвоночных сообщества обрастания Одесского залива Черного моря по числу входящих в них видов

Среди обнаруженных в пробах беспозвоночных в количественном отношении преобладали мидии, численность которых в отдельных случаях превышала 10 320 экз./м², а биомасса – 7 035 г/м². Мидия как руководящий вид прибрежного сообщества обрастания играет важнейшую роль в системе трофических связей между организмами, входящими в его состав (Railkin, 2008). Прежде всего это связано со способом питания этих неподвижных сестонофагов, который состоит в привлечении пищевых частиц извне за счет интенсивной фильтрации окружающей морской воды. Таким образом, основная часть пищевых ресурсов поступает в сообще-

ство обрастания в результате фотосинтетической деятельности макрофитов, а также за счет фильтрационной активности двустворчатых моллюсков.

В состав пищи *M. galloprovincialis* помимо частиц детрита и растворенного органического вещества обычно входят те планктонные микроводоросли, которые наиболее массово представлены в окружающих водах (Zaika et al., 1990). В зависимости от сезона года в черноморском фитопланктоне преобладают диатомовые, перидиниевые, золотистые и зеленые водоросли. Также в состав пищевого комка мидий часто входят бактерии, инфузории, нематоды и планарии (Senicheva, 1990). Кроме того, в пищеварительной системе черноморских мидий встречаются личинки двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также науплиальные стадии веслоногих ракообразных (Cihon-Lukanina et al., 1998).

К другим представителям сестонофагов сообщества обрастания относятся двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) и усоногий рак *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854). По способу питания митилястер, так же как и мидия, является активным фильтратором. Однако по своим размерам он на порядок меньше руководящего вида сообщества. Соответственно в спектр его питания входят более мелкие пищевые частицы, чем те, которые потребляет мидия. Молодь митилястера обычно активно оседает среди друз мидий, предпочитая в качестве субстрата их биссусные нити. Под покровом более крупных моллюсков молодые митилястеры находят для себя благоприятные условия для противостояния гидродинамическому воздействию водных масс (Zaika et al., 1990).

Личинки *A. improvisus* обычно массово оседают на твердые субстраты, подходящие для их метаморфоза и дальнейшего развития. В условиях сообщества обрастания, основу которого составляют плотные поселения мидий, личинки усоногих ракообразных вынуждены оседать непосредственно на внешнюю поверхность раковин моллюсков. При этом домики *A. improvisus* часто располагаются в районе заднего края раковины мидий в непосредственной близости от сифонов их вододвигательной системы. Происходит это потому, что мидии в поселениях группируются в друзы, в которых все моллюски располагаются таким образом, чтобы их сифоны были направлены в сторону окружающей водной толщи. Прикрепляются мидии к субстрату с помощью своих биссусных нитей, в результате чего передние части их раковин плотно соприкасаются друг с другом. Благодаря этим структурным особенностям мидиевых друз относительно доступными для оседания личинок усоногих ракообразных остаются только задние части раковин моллюсков.

Такое расположение домиков *A. improvisus* на поверхности раковин мидий обусловлено особенностями их способа питания, который состоит в активном выхватывании пищевых частиц из окружающей водной среды с помощью машущих движений специализированного ловчего аппарата. При этом ракообразные используют микроциркуляции воды, создаваемые мидиями в процессе фильтрации. Возможность захвата добычи при таком способе питания значительно возрастает при микровихревых движениях воды (Moshhenko, 2006). Размеры баянуса сопоставимы с размерами митилястера, то есть он также в этом отношении уступает мидии на порядок.

По-видимому, мидия относится индифферентно к присутствию этих двух сестонофагов в своем ближайшем окружении, так как они не в состоянии составить для нее значимую трофическую конкуренцию (Zaika et al., 1990).

Таким образом, эти сестонофаги, значительно уступающие по своим размерам руководящему виду сообщества, играют второстепенную роль в привлечении пищевых ресурсов извне. По-видимому, они лишь хорошо приспособлены к улавливанию пищи из потоков морской воды, которые создаются мощными фильтрационными аппаратами мидий. Эту же роль выполняют временные обитатели сообщества, в частности, некоторые двустворчатые моллюски, в обычных условиях обитающие на песчаном дне. Такие виды как *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Anadara cornea* (Reeve, 1844), *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Abra segmentum* (Recluz, 1843) и *Lentidium mediterraneum* (O.G. Costa, 1830) сначала попадают в сообщество обрастания из планктона в виде личинок, затем проходят процесс метаморфоза и начинают расти, интенсивно фильтруя окружающую морскую воду. Однако, достигнув размера нескольких миллиметров, эти моллюски, не найдя в сообществе обрастания привычных для себя условий обитания, отрываются от субстрата и, лишённые такой возможности, падают на дно и погибают.

Остальные организмы находят себе пищу внутри сообщества. В связи с присутствием поселений макро- и микрофитов на твердом субстрате в сообществе обрастания хорошо развита трофическая группа фитофагов. При этом фитофильные виды ракообразных из отряда Amphipoda, такие как *Amphithoe ramondi* Audouin, 1826, *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813) и *Hyale pontica* Rathke, 1847, проявляют некоторую избирательность в отношении пищевых объектов. Так, у *A. vaillantii* около половины пищевого комка составляют бурые водоросли, а у *D. spinosa* – зеленые. Третий вид – *H. pontica* предпочитает употреблять в пищу мелкие эпифитные водоросли, обитающие на макрофитах (Greze, 1973).

Кроме того, эти амфиподы ведут различный образ жизни, особенности которого отражаются на их пищевом поведении. Первый малоподвижный вид почти постоянно живет в трубках, построенных им из обрывков растений, и питается тем, что находится в его непосредственной близости, а второй – активно передвигается в поисках пищи и даже совершает регулярные вертикальные миграции в толще воды (Greze, 1965). Третий вид часто держится среди скоплений макрофитов, отыскивая на них эпифитные микроводоросли. Кроме того, эти растительные амфиподы имеют отчетливый суточный ритм питания. После захода солнца интенсивность потребления пищи у них резко повышается (Greze, 1973). Все это способствует ослаблению пищевой конкуренции между видами, обитающими в одном сообществе и имеющими сходный спектр питания.

В трофическую группу фитофагов также входят мелкие брюхоногие моллюски, которые массово представлены в сообществе обрастания. Представители фитофильных Gastropoda питаются микробросом из одноклеточных водорослей, которым обычно покрыты макрофиты (Greze, 1973; Makkaveeva, 1979). Пищевая конкуренция между ними незначительна благодаря разнице в размерах. Так, высота раковины у *Setia valvatoides*

Milachevitch, 1909 не превышает 1,5 мм, а у *Mohrensternia lineolata* (Michaud, 1882) она достигает 6 мм.

В сообществе обрастания также присутствует трофическая группа детритофагов, представители которой обычно не испытывают недостатка в пище. Дело в том, что плотные поселения мидий на твердом субстрате играют роль своеобразной седиментационной ловушки, в которой накапливается различный пищевой материал. Так, частицы детрита, содержащиеся в морской воде и не попавшие в фильтрационный аппарат двустворчатых моллюсков, оседают среди сплетенных биссусных нитей, которыми животные прикрепляются к субстрату. Там же оседает часть фекалий и псевдофекалий моллюсков, а также останки микроводорослей и мелких беспозвоночных. Эти запасы питательного детрита, на котором развиваются бактерии и инфузории, являются важным пищевым ресурсом для беспозвоночных детритофагов.

Этим материалом питаются детритоядные ракообразные из отряда Amphipoda, такие как *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815), *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853, *Crassikorophium bonelli* (Milne Edwards, 1830). При этом они используют различные приемы добывания пищи. *S. monoculoides* и *M. gryllotalpa* активно передвигаются среди раковин мидий и талломов водорослей, собирая с их поверхности налет детрита. Причем первый из них, максимальная длина тела которого составляет 2,5 мм, довольствуется самыми мелкими частицами детрита – размером не более 3–5 мкм. У второго вида, достигающего в длину 7–8 мм, пищевой комок на 80–95% состоит из детрита и минеральных частиц, среди которых встречаются пустые оболочки диатомовых водорослей и фрагменты хитиновых покровов ракообразных. Третий вид амфипод – *C. bonelli*, не превышающий в длину 4 мм, использует для питания механизм тонкой фильтрации детритных частиц (Greze, 1973).

К детритофагам также относятся мелкие полихеты, обитающие в сообществе обрастания. *Polydora cornuta* Bosc, 1802, достигающая длины 8 мм, живет в трубках, которые строит из различных мелких частиц и обрывков водорослей. Трубки имеют многочисленные отверстия, которые позволяют червям находить пищу, не покидая убежища. Питаются эти полихеты детритом, который собирают с поверхности субстрата. При этом размер пищевых частиц не превышает 0,03–0,05 мм (Kiseleva, 2004). Другой вид полихет – *Fabricia sabella* (Ehrenberg, 1837), длиной не более 3 мм, также живет в трубках, которые строит из мелких песчинок, скрепленных слизистым секретом. Питается она мелкими частицами детрита, но не собирая его с поверхности субстрата, а осаждавая из окружающей водной среды (Kiseleva, 2004). К трофической группе детритофагов также относятся личинки хирономид *Thalassomyia frauenfeldi* Schiner, 1856 и *Halocladus vitripennis* (Meigen, 1818), которые питаются материалом, накапливающимся среди переплетений биссусных нитей мидий.

К трофической группе полифагов относятся беспозвоночные со смешанным типом питания, потребляющие как растительную, так и животную пищу, включая ткани погибших организмов. Ракообразные из отряда Isopoda – *Idotea balthica* (Pallas, 1772) и *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli, 1934) – ведут активный образ жизни, имея довольно широкий спектр питания (Hmeleva, 1973;

Makkaveeva, 1979). Первый вид – *I. baltica*, достигающая длины 18 мм, имеет ротовой аппарат грызущего типа, с помощью которого легко размельчает обрывки макрофитов. При любом удобном случае эти ракообразные нападают на ослабленных и погибающих животных, включая и особей своего вида. Также они питаются личинками шкурками амфипод. Кроме того, идоцеи являются активными потребителями фекалий и псевдофекалий мидий (Hmeleva, 1973). Другой вид изопод – *L. monodi*, почти в три раза уступает по размеру *I. baltica* и достигает длины лишь 6–8 мм, в поисках пищи предпочитает медленно ползать по субстрату. Питается *S. pulchellum*, соскребая микроводоросли с поверхности макрофитов и других субстратов, а также нападая на ослабленных мелких ракообразных и полихет (Kusakin, 1979).

К этой же группе относятся представители Amphipoda из семейства Gammaridae, такие как *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931), *Melita palmata* (Montagu, 1804) (Greze, 1973). Первый из этих видов – *E. olivii* – представляет собой практически всеядную форму. Хотя в составе его пищи основными компонентами являются макрофиты и детрит, он может в большом количестве потреблять также и микроводоросли (Greze, 1973). Кроме того, эти ракообразные нападают на ослабленных особей своего вида, а также поедают погибших представителей других видов. Такая всеядность является еще одним способом избегания пищевой конкуренции с другим животными со сходным типом питания. Два других вида амфипод – *G. aequicauda* и *M. palmata* – потребляют в пищу как полусгнившие останки макрофитов, микроводоросли, в основном, диатомовые, так и частицы детрита и останки погибших беспозвоночных (Greze, 1973).

Среди десятиногих ракообразных, также относящихся к трофической группе полифагов, наиболее распространен в сообществе обрастания голландский крабик *Rhithropanopeus harrisi* (Maitland, 1874), ширина карапакса которого не превышает 17 мм. Обычно он ведет относительно малоподвижный образ жизни, скрываясь между раковинами мидий. При этом *R. harrisi* может складывать свои пластинчатые максиллы таким образом, чтобы их многочисленные щетинки, переплетаясь между собой, формировали своеобразное сито, через которое отфильтровываются различные пищевые частицы. Кроме того, эти ракообразные питаются как обрывками макрофитов, диатомовыми водорослями, так и мелкими изоподами, амфиподами, полихетами, а также молодью моллюсков. Иногда среди особей этого вида наблюдается каннибализм (Makarov, 2004).

Другой представитель полифагов – каменная креветка *Palaemon elegans* Rathke, 1837, длина которой в условиях сообщества обрастания не превышает 45 мм, значительно более подвижна. Она активно передвигается среди макрофитов, отщипывая клешнями мягкие части их талломов и нападая на мелких полихет и личинок хирономид. Кроме того, креветки часто потребляют кусочки тканей погибших животных. Другой вид креветок – *Athanas nitescens* Leach, 1814, по размеру на порядок меньше, чем *P. elegans*, и питается соответственно более мелкими объектами, такими как диатомовые водоросли, остракоды, клещи и нематоды (Makarov, 2004).

Кроме того, полифагами являются три вида эррантных полихет – *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards, 1834) и *Nereis zonata* Malmgren, 1867, которые в сообществе обрастания Одесского залива получили массовое развитие. Первый из них, *A. succinea*, достигает длины 40 мм, питается как обрывками макрофитов, так и гарпактицидами, остракодами и мелкими гастроподами (Kiseleva, 1981). Вторым видом – *P. dumerilii* в условиях сообщества обрастания вырастает в длину до 30 мм. В его пищевом спектре преобладает растительная пища. Хотя он также нападает на мелких амфипод, копепоид и олигохет (Kiseleva, 1970). Третий вид – *N. zonata* хорошо приспособлен к обитанию среди зарослей макрофитов и раковин моллюсков. Достигает максимальной длины 35 мм, питается он в этих условиях в основном детритом, микроводорослями и мелкими беспозвоночными (Losovska, 1977).

Организмы, потребляющие преимущественно животную пищу, составляют трофическую группу плотоядных. К числу хищных полихет сообщества обрастания относятся пять видов. Первый из них – *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767) достигает длины 40 мм. Он активно передвигается вдоль субстрата, нападая на амфипод, полихет, гарпактицид и мелких гастропод. Второй вид – *H. reticulata* (Claparede, 1870) немного меньше по размеру (длина до 30 мм). Он также очень подвижен и нападает на более мелкую добычу. В спектр его питания входят молодь изопод, амфипод и полихет, а также остракоды, клещи и олигохеты (Kiseleva, 2004).

Третий вид полихет – *Genetyllis tuberculata* (Bobretzky, 1868) достигает длины 35 мм. В спектр его питания входят мелкие беспозвоночные, яйца брюхоногих моллюсков и полихет, а также погибшие животные. Четвертый, наиболее крупный вид – *Mysta picta* (Quatrefages, 1866), длина тела которого достигает 60 мм, активно охотится на более мелких полихет и других червей. Пятый, наиболее мелкий вид полихет (длина не превышает 2–3 мм) – *Salvatoria clavata* (Claparede, 1863) – также является плотоядным, хотя использует другие способы добывания пищи. Молодые представители этого вида поедают бактериальную пленку, покрывающую субстрат, диатомовые водоросли, а также различных инфузорий, заглатывая их целиком. Для взрослых животных характерен сосательный тип питания. Они высасывают содержимое погибших зооидов мшанок, гарпактицид и молоди амфипод (Kiseleva, 2004).

К трофической группе плотоядных также относятся такие малоподвижные животные как гидроидный полип *Obelia longissima* (Pallas, 1766) и актиния *Diadumene lineata* (Verrill, 1869). Они добывают пищу с помощью чувствительных щупалец, снабженных стрекательными капсулами, активно захватывая копепоид, гарпактицид, остракод и других мелких беспозвоночных (Kovtun et al., 2012).

Как уже было показано, в сообществе обрастания Одесского залива самой многочисленной по числу входящих в нее видов является трофическая группа полифагов (рис.). Однако по количественным параметрам развития первенство в сообществе обрастания принадлежит сестонофагам. В первую очередь это касается мидии, относительная биомасса которой на два порядка превышает соответствующие показатели всех остальных

беспозвоночных. Хотя по своей относительной численности сестонофаги сопоставимы с полифагами (табл.).

Несмотря на то, что биомасса брюхоногих моллюсков, ракообразных и полихет, входящих в другие трофические группы, по сравнению с двустворчатыми моллюсками ничтожна, эти мелкие животные, достигающие значительной численности и обладающие высокой удельной продукцией, играют важную роль в процессах обмена вещества и энергии в сообществе (Makaveeva, 1976).

Таблица

Относительные количественные характеристики трофических групп сообщества обрастания Одесского залива Черного моря

Трофические группы	Относительная численность, %	Относительная биомасса, %
Сестонофаги	36,6	97,70
Детритофаги	16,5	0,01
Фитофаги	9,3	0,11
Плотоядные	1,1	0,57
Полифаги	36,5	1,61

Как видно из вышеизложенного, самые эффективные трофические связи внутри сообщества обрастания Одесского залива существуют между фитофагами и фотосинтезирующими макро- и микрофитами. Кроме того, постоянное поступление в сообщество частичек детрита обеспечивает развитие трофической группы детритофагов. В свою очередь, упомянутые выше виды полихет и ракообразных сами являются пищевыми объектами для небольшой группы рыб, жизнь которых связана с сообществом обрастания твердых субстратов (Vinogradov and Hutomo, 2013). Среди них самыми многочисленными являются морские собачки *Parablennius sanguinolentus* и *P. tentacularis*, а также пухлощекая рыба-игла *Syngnathus nigrolineatus*. Значительно реже среди зарослей макрофитов в сообществе обрастания встречается длиннорылый морской конек *Hippocampus guttulatus*.

Как показали проведенные расчеты, индекс однообразия пищевой структуры сообщества обрастания Одесского залива Черного моря близок к единице (0,94). Это обусловлено значительным превышением биомассы сестонофагов над соответствующими показателями остальных трофических групп сообщества.

Подобное распределение количественных параметров видов, входящих в состав сообщества обрастания, было зафиксировано и в других морях. В прибрежных районах Дагестанского побережья Каспийского моря в сообществе обрастания по биомассе значительно преобладали двустворчатые моллюски. Кроме того, зафиксировано снижение пищевой конкуренции между различными видами беспозвоночных внутри этого сообщества (Amaeva et al., 2013).

В Таганрогском заливе Азовского моря трофическая структура прибрежного сообщества обрастания состоит из таких же пищевых групп. Хотя, в отличие от Одесского залива Черного моря, наибольшего развития здесь достигают усонogie ракообразные и гидроидные полипы. Среди двустворчатых моллюсков преобладает митилястер. Виды, представленные в сообществе обрастания Азовского моря, характеризуются различными трофическими потребностями, что ослабляет пищевую конкуренцию между ними (Partaly, 1991).

Выводы

Организмы, входящие в состав сообщества обрастания Одесского залива, тесно связаны между собой трофическими связями. Основная часть пищевого материала поступает в сообщество из водной толщи. Этому в значительной мере способствует активная фильтрационная деятельность мидий и других организмов-сестонофагов. Макро- и микрофиты, относящиеся к первичным продуцентам сообщества, развиваются за счет своей фотосинтетической активности и обеспечивают пищевым материалом растительноядных животных. Многочисленные детритофаги потребляют различные фракции детрита, скапливающегося среди переплетений биссусных нитей мидий. Полифаги питаются как растительной, так и животной пищей. Небольшая группа хищников находит своих жертв среди мелких беспозвоночных. В качестве консументов в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря выступают рыбы, обитающие среди зарослей макрофитов. Вид-эдификатор *Mytilus galloprovincialis* играет центральную роль в пищевых взаимоотношениях между организмами, входящими в состав сообщества обрастания. Наибольшей относительной численности в сообществе обрастания достигают представители сестонофагов и полифагов (36,6%), а биомассы – сестонофагов (97,7%). Индекс однообразия пищевой структуры сообщества обрастания Одесского залива Черного моря составляет 0,94, что подтверждает значительное преобладание по биомассе двустворчатых моллюсков над другими видами сообщества.

Библиографические ссылки

- Aleksandrov, B.G., 2008. Gidrobiologicheskie osnovy upravlenija sostojaniem pribrezhnyh jekosistem Chernogo morja [Hydrobiological bases of management of the coastal ecosystem of the Black Sea]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
- Alimov, A.F., 2000. Elementy teorii funkcionirovanija vodnyh jekosistem [Elements of the theory of the functioning of aquatic ecosystems]. Nauka, Sanct-Peterburg (in Russian).
- Amayeva, F.S., Osmanov, M., Aligadjiev, M.M., Abdurakhmanov, A.A., 2013. Struktura biocenozov obrastanij Dagestanskogo pribrezhnogo rajona Kaspijskogo morja [Structure of fouling biocenoses of Dagestan coastal area of the Caspian Sea]. Bulletin of the Dagestan Scientific Center 51, 68–72 (in Russian).
- Bolshakov, V.N., Bolshakov, M.V., 2010. Potoki solnečnoj jenergii na poverhnosti gidrotehnicheskikh sooruzhenij raznoj orientacii [Streams of solar energy on the surface of hydraulic structures with different orientations]. Ukrainskij Gidrometeorologicheskij Zhurnal 7, 220–231 (in Russian).
- Borthagaray, A., Carranza, A., 2007. Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. Acta Oecol. 32, 243–250.
- Burkovsky, I.V., 2006. Morskaja biogeocenologija. Organizacija soobshhestv i jekosistem [Marine biogeocenology. Organization of communities and ecosystems]. KMK, Moscow (in Russian).
- Cihon-Lukanina, E.M., Reznichenko, O.G., Lukasheva, T.A., 1998. Sostav i raznobrazie pishhi u morskij i presnovodnyh dvustvorchatykh molljuskov [The composition and diversity of food in marine and freshwater bivalve mollusks]. Zool. Zh. 77(3), 270–277.
- Commuto, J.A., Rusignuolo, B.R., 2000. Structural complexity in mussel beds: The fractal geometry of surface topography. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 255, 133–152.

- Cummings, V.J., Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Funnell, G.A., 2001. Variable effect of a large suspension-feeding bivalve on in-fauna: experimenting in a complex system. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 209, 159–175.
- Frechette, M., Butman, C.A., Geyer, W.R., 1989. The importance of boundary layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis*. *Limnol. Oceanogr.* 34, 19–36.
- Govorin, I.A., Shatsillo, Y.I., 2010. Formation of the filtering potential of the mussel and mytilaster settlements within anthropogenically transformed coastal zone of the Black Sea. *Hydrobiol. J.* 46(2), 3–12.
- 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, Kiev* (in Russian).
- Greze, I.I., 1973. Pitanie amfipod Chernogo morja [Feeding of the Black Sea amphipods]. *Nauka, Moscow* (in Russian).
- Gutierrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O., 2003. Mollusks as ecosystems engineers: The role of the shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90.
- Hmeleva, N.N., 1973. Biologija i energeticheskij balans morskih ravnogonih rakoobraznyh (*Idotea baltica basteri*) [Biology and energy balance of marine isopod crustaceans (*Idotea baltica basteri*)]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Homova, E.S., 2009. Sravnenie metodov ucheta mikroepifitona makrofitov [Comparison of accounting methods of macrophytes mikroepifiton]. *Nauk. Zap. Ternopol. Derzh. Ped. Univer. Ser. Biol.* 41, 82–86 (in Russian).
- 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, 1946–1957.
- Kiseleva, M.I., 1970. Pitanie polihety *Platynereis dumerilii* (Aud. Et M.-Edw.) v Chernom more [Feeding of polychaete *Platynereis dumerilii* (Aud. Et M.-Edw.) in the Black Sea]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Kiseleva, M.I., 1981. Bentos ryhlyh gruntov Chernogo morja [Benthos of soft bottom of the Black Sea]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Kiseleva, M.I., 2004. Mnogoshhetinkovy chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morej [Polychaetes (Polychaeta) of the Black and Azov Seas]. *KNC, Apatity* (in Russian).
- Kovtun, O.A., Sanamian, N.P., Martynov, A.V., 2012. Vseleneц aktinija *Diadumene lineata* (Anthozoa: Actiniaria: Diadumenidae) v severnoj chasti Chernogo morja [Invader actinium *Diadumene lineata* (Anthozoa: Actiniaria: Diadumenidae) in the northern part of the Black Sea]. *Mor. Ecol. Zhurnal* 11(4), 27–38 (in Russian).
- Kusakin, O.G., 1979. Morskie i solonovatovodnye ravnogonie rakoobraznye (Isopoda) holodnyh i umerennyh vod severnogo polusharija. Podotr. Flabellifera. [Marine and brackish isopods (Isopoda) of cold and temperate waters of the northern hemisphere. Suborder Flabellifera]. *Nauka, Leningrad* (in Russian).
- Losovska, G.V., 1977. Ekologija polihet Chernogo morja [Ecology of the Black Sea polychaetes]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Makarov, J.N., 2004. Desjatinogie rakoobraznye [Decapod crustaceans]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Makkaveeva, E.B., 1976. Dinamika populacij massovyh vidov zostery [Population dynamics of mass species of eelgrass]. *Biol. Sea* 36, 25–40 (in Russian).
- Makkaveeva, E.B., 1979. Bespozvonochnye zaroslej makrofitov Chernogo morja [Invertebrates of the Black Sea macrophytes]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).
- Moshhenko, A.V., 2006. Rol' mikromasshtabnoj turbulentsi v raspredelenii i izmenchivosti bentosnyh zhivotnyh [Role of microscale turbulence in the distribution and variability of benthic animals]. *Dal'nauka, Vladivostok* (in Russian).
- Neiman, A.A., Karpinsky, M.G., 2013. Vlijanie na bentos troficheskijh otnoshenij v shel'fovom soobshhestve: Troficheskaja struktura i vozdejstvie vyedanija [The impact on the benthos trophic relations in the shelf community: Trophic structure and the impact of grazing]. *Journal of Siberian Federal University* 4(6), 368–387 (in Russian).
- Partaly, E.M., 1991. Troficheskaja struktura biocenozy morskogo obrastanija [Trophic structure of biocenosis of the fouling community]. *Biological resources: The state, prospects and problems of their rational exploitation. VNIRO, Moscow* (in Russian).
- Protasov, A.A., 2011. Zhizn' v gidrosfere. Oчерki po obshhej gidrobiologii [Life in the hydrosphere. Essays on general Hydrobiology]. *Akademperiodika, Kiev* (in Russian).
- Rachinska, A.V., Polchenko, E.A., 2001. Obrastanija mikroskopicheskimi vodorosljami tverdyh substratov Odesskogo zaliva Chernogo morja [Fouling microscopic algae of the solid substrates in Odessa Bay, Black Sea]. *Nauk. Zap. Ternopol. Derzh. Ped. Univer. Ser. Biol.* 4(15), 151–153 (in Russian).
- Ragnarsson, S.A., Raffaelli, D., 1999. Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241, 31–43.
- Railkin, A.I., 2008. Kolonizacija tverdyh tel bentosnymi organizmami [Colonization of solids by benthic organisms]. *ISPU, Sanct-Peterburg* (in Russian).
- Senicheva, M.I., 1990. Harakteristika fitoplanktona kak ob'ekta pitanija midij *Mytilus galloprovincialis* Lam. v rajone mariozajstva buhty Laspi [Characteristics of phytoplankton as a feeding object of mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. near marine farm in Laspi Bay]. *Ekol. Sea* 36, 7–16 (in Russian).
- Tschiya, M., Nishihira, M., 1985. Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: Effect of island size on community structure. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 25, 71–81.
- Vinogradov, A.K., Hutornoi, S.A., 2013. Ihtiofauna Odesskogo regiona severo-zapadnoj chasti Chernogo morja (biologicheskie, ekologicheskie, ekologo-morfologicheskie osobennosti) [Fish fauna of Odessa region of north-west part of the Black Sea (biological, environmental, ecological and morphological features)]. *Astroprint, Odessa* (in Russian).
- Wright, J.P., Jones, C.G., Flecker, A.S., 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132, 96–101.
- Zaika, V.E., Valovaja, N.A., Povchun, A.S., Revkov, N.K., 1990. Mitylidy Chernogo morja [Black Sea mytilids]. *Naukova Dumka, Kiev* (in Russian).

Надійшла до редколегії 12.06.2016