

УН
- 9 ИЮЛ 1997

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
Институт Биологии Южных Морей
им. А. О. Ковалевского

На правах рукописи

Гринцов Владимир Андреевич

УДК 574.3:591.555/.556 (262.5)

**ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ
ИНДИЙНЫХ КОЛЛЕКТОРОВ В БУХТЕ ДАСПИ
(ЧЕРНОЕ МОРЕ).**

03.00.18 - гидробиология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь 1997

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
(ИНБЮМ) им. А.О.Ковалевского НАН Украины

Научный руководитель:

Доктор биологических наук Мурина В.В.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Е.П.Турпаева

доктор биологических наук Е.В.Маккавеева

Ведущая организация:

Институт Зоологии им. И.И.Шмальгаузена НАН Украины

Защита состоится "10" Июня 1997 г.

в " " часов на заседании специализированного ученого совета
11.04.01 при Институте биологии южных морей НАН Украины по адресу
г.Севастополь, 335011, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИНБЮМ.

Автореферат разослан " " 1997г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук

Н.Г.Сергеева

Актуальность работы. При исследовании сообщества как надвидовой системы важно выявление узловых моментов взаимодействий, определяющих развитие надвидового уровня организации биоты. Определение роли лимитирующих факторов позволяет прогнозировать развитие сообществ, оптимизацию процесса сбора снага и выращивания товарных мидий. Основная технология, используемая в настоящее время для культивирования мидий, основывается на сборе личинок в природных условиях. Ценоз обрастания формируется естественным путем на искусственных субстратах и заканчивается мидиевым сообществом. Успешное разведение мидий во многом зависит от знаний особенностей функционирования сообществ обрастания коллекторов и факторов, влияющих на формирование мидийных поселений.

К настоящему времени изучены многие важные закономерности формирования сообществ обрастания в различных районах моря. Однако эти данные недостаточны для решения задач марикультуры, так как не учитывают особенностей формирования мидиевого ценоза как продукции фермы. В данной работе исследовали сообщества обрастания мидийных коллекторов экспериментального хозяйства ИнБЮМ в бухте Ласпи.

Цель работы и основные задачи исследований. Цель работы: изучение особенностей формирования сообществ на коллекторах морских ферм и выявление роли абиотических и биотических факторов в процессе заселения субстрата обрастателями.

Для выполнения этой цели необходимо решение следующих задач:

- изучить динамику пространственной структуры сообществ обрастания и масс-размерных характеристик особей в процессе развития ценоза,
- определить роль значимых факторов среды в формировании миди-

евого сообщества,

- выявить, способы влияния факторов среды на сообщество обрастания,

- оценить роль величины пространства (недостатка или достаточного его количества) для вселения и развития особей при формировании сообществ обрастания,

- исследовать межвидовые отношения в процессе становления мидиевого сообщества на коллекторах мидийной фермы.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые изучены механизмы влияния факторов среды (повторяемость апвеллингов, температура, экспозиция, глубина размещения субстратов) на формирующееся сообщество коллекторов мидийной фермы через преобразование пространства на субстрате и вокруг него. Впервые исследована роль апвеллингов в формировании сообщества обрастания на коллекторах. Впервые для Черного моря на коллекторах мидийной фермы в составе биоценоза обрастания отмечен голожаберный моллюск *Doridella obscura* Verrill.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на международный симпозиум по турбелляриям в Финляндии (Турку, 1993), на международные симпозиумы по марикультуре в Испании (Торремолинос, 1993), Франции (Вордо, 1994), на 30-ый Европейский симпозиум по морской биологии в Великобритании (Саутгемптон) и 31-ый - России (Санкт-Петербург), а также на международную конференцию по биоразнообразию в Испании (Таррагона, 1995).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 6 работ.

Объём и структура диссертации. Диссертация изложена на 133 страницах и состоит из введения, литературного обзора, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 16 рисунками и 10 таблицами. Список использованной литературы вклю-

чает 108 наименований из которых 63 - на русском и 45 - на других языках.

ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Приводятся данные закономерностей формирования сообществ обрастания. Анализируются сведения о структуре и межвидовых отношениях в сообществах обрастания. Рассматривается развитие сообществ обрастания и влияние на них факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

Объем исследований (табл.). Экспериментальные исследования проводились в бухте Ласпи (Южный Берег Крыма). Используемый субстрат для экспериментов в море - пенопластовые пластинки размером $75 \times 35 \times 9$ мм - размещали на фалах по 4 штуки через 2-3 см на каждой из исследованных глубин. Глубина акватории в месте размещения субстрата (коллекторов) - 14 м. Удаленность от берега 50 м. За отдельную пробу принимали плоскость пластинки (площадку) размером 75×35 мм. В каждом отдельном эксперименте с учетом глубины исследовали сообщества, развивающиеся на восьми площадках (4 пластинки по 2 площадки на каждой). Параллельно измерялась среднесуточная температура при помощи прибора "АЦИТ". Данные по температуре любезно предоставлены В.К.Шалыпиным (ИнБЮМ НАН Украины).

Учитывали влияние следующих факторов: глубина размещения субстратов, среднесуточная температура, повторяемость апвеллингов, экспозиция. Рассчитывали число видов в сообществе, видовое разнообразие по Симпсону, сухую биомассу отдельных видов ($\text{мг}/\text{см}^2$), численность особей ($\text{экз}/\text{см}^2$), а также удельную численность особей массовых видов в сообществе ($\text{экз}/\text{см}^2/\text{число видов}$) и удельную биомассу массовых видов в сообществе, составляющих 90- 95% всей сухой биомассы сообществ ($\text{мг}/\text{см}^2/\text{число видов}$). Сухую биомассу полу-

Таблица

Объём наблюдений и количество исследованного материала

Характеристика проведенных исследований	Количество выполненных работ
Продолжительность исследований	4 года (1991- 1994 гг)
Продолжительность экспериментов	0,5; 1; 2; 3; 4; 5; 6; 8 месяцев
Эксперименты в море	70
Глубина расположения субстрата	0; 3,5; 7,5; 12м (1991-1992 гг), 2; 7; 12м (1993-94 гг)
Количество исследуемых площадок	560
Эксперименты в лабораторных условиях	10
Количество выявленных видов макроорганизмов беспозвоночных	18

чали высушиванием в сушильном шкафу при температуре 45°C. Взвешивание проводили на аналитических весах. Организмы измеряли при увеличении бинокляра МБС 9 - 8 *2, а также по миллиметровке и ли-

нейке. У баянусов измеряли диаметр подошвы. Для гидроидных полипов измеряли длину вертикальных столонов колоний, их численность и биомассу колоний. Темпы роста организмов обрастания не изучали.

Методика первичной обработки материала. После изъятия экспонированных в море пластинок с сообществами обрастания их помещали в 70% спирт, при этом каждую из пластинок маркировали соответственно эксперименту и глубине и помещали в отдельный мешочек. Все вышеуказанные масс-размерные характеристики особей и поселений определяли только для тех видов, которые составляли 90-95% сухой биомассы сообществ. Единичные особи редких видов только регистрировались. Полученные данные по масс-размерным характеристикам особей обобщали в виде первичной таблицы, соответственно видам и глубине расположения пластинки. Для каждого эксперимента составляли отдельную таблицу.

Методы анализа первичных данных. Статистическую обработку первичных данных проводили при помощи компьютера PC IBM, используя пакет статистических программ "StatGraf". Вычисляли статистические параметры: S^2 (дисперсию); $V\%$ (коэффициент вариации) и среднее арифметическое " \bar{X} " как для отдельных видов, так и для всех массовых видов сообщества в целом (в каждом эксперименте и на каждой глубине). Для массовых видов сообществ, составляющих 90-95% сухой биомассы, рассчитывали средние статистические значения удельной численности и удельной биомассы, приходящихся на 1 условный вид, поскольку при исследовании выявили собственное влияние параметра "число видов" на межвидовые отношения. Это потребовало стандартизации всех сообществ по числу видов. В отдельных случаях анализировали характер распределения особей некоторых видов (через " I_w "- индекс рассеяния) по методике, описанной Максимовичем и Погребовым (1986 г.). Кроме

того, использовали методы одномерного регрессионного и многомерного анализа методом главных компонент и парных корреляций (Хайлов, Парчевский, 1983). Все данные анализировали отдельно для серий экспериментов 1991-92 и 1993-94 гг., так как эти пары лет существенно различались по повторяемости апвеллингов, явления, характерного для Южного Берега Крыма, и характеру развития сообществ.

Анализировали парные корреляции между масс-размерными характеристиками особей, а также между факторами среды и масс-размерными характеристиками от 0,4 до 1,0 с учетом значимости коэффициента корреляции для $P=0.05\%$. Кроме того, использовали метод корреляционных плеяд, предложенный Тереньтьевым в 1956 г и получившим дальнейшее распространение. Учитывали две группы корреляций:

а) процент значимых парных корреляций от числа всех возможных, при случайном попарном сочетании характеристик особей массовых видов,

б) соотношение выявленных значимых положительных и отрицательных парных корреляций в процентах между характеристиками особей разных видов.

Сопоставляя экстремальные значения групп корреляций и фрагменты диапазонов значений факторов и параметров сообществ, определяли какому фактору среды и в каком диапазоне его значений соответствует:

- максимальное преобладание положительных корреляций над отрицательными (наиболее выраженное явление эпифиоза, комменсализма),

- максимальное преобладание отрицательных корреляций над положительными (наиболее выраженное явление конкуренции)

- наименьший процент значимых парных корреляций от числа возможных (случаи наиболее независимого развития особей разных видов).

- наибольший процент значимых парных корреляций от числа возможных (случаи наиболее зависимого развития особей разных видов).

Диапазоны значений факторов среды и параметров сообществ для 1991-92 и 1993-94 гг делили на два фрагмента. Анализ влияния отдельных факторов среды на масс- размерные характеристики особей на уровне 90- 95% биомассы сообществ, а также на группы корреляций, стал возможным в 1991- 92 гг по причине нескоррелированности факторов среды между собой. Это позволило исследовать как бы "собственное" влияние факторов на сообщества. В 1993-94 гг факторы среды были значительно скоррелированы и данные этих лет оказались удобными для сравнения с таковыми 1991-92 гг.

Эксперименты в лаборатории проводили по типу "контроль-опыт" или по типу Полного Факторного Эксперимента 2^2 (Адлер и др. 1976). Модельный эксперимент по распределению песчинок на плоскости пластинки в присутствии и отсутствии домиков баянусов проводили следующим образом: песчинки с током воды разной скорости пропускали вдоль плоскости пластинки (размера 75*35 мм) и зарисовывали картину концентрации песчинок в каждом отдельном случае.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЯ И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ.

Общая характеристика сообществ обрастания. Видовой состав макроорганизмов обрастания на мидийных коллекторах представлен восемнадцатью видами беспозвоночных. Около 90% всей сухой биомас-

сы сообществ составляли 3 вида: двустворчатый моллюск *Mytilus galloprovincialis*, усоногий рак *Balanus improvisus* и гидроидный полип *Obelia longissima*.

Пространственная структура сообществ довольно разнообразна. Наиболее резко усложняется пространственная структура сообществ при заселении субстрата древовидными формами организмов, в частности колониальным гидроидом *O. longissima*, реже макрофитами. При этом возникает трехъярусная структура сообществ. Первый ярус- организмы, поселившиеся на самой пластинке, т.е. организмы-субстраты или базибионты. Последний термин недавно предложен группой исследователей (Wail, Hay and Enderlein, 1996). Первый ярус характеризуется скоплением осадков между организмами и интенсивным развитием инфауны- полихет, нематод и др. Второй ярус- слой организмов-эпибионтов, отличается активным развитием на своей поверхности эпибионтов эпифитов и меньшим количеством осадков. Третий ярус-кустики обелии с поселившимися на них особями, с характерными именно для этого яруса видами, в частности, голожаберными моллюсками.

При увеличении возраста сообщества роль относительно долгоживущих видов, например молоди мидий, возрастает. Весной и ранним летом при массовом оседании мидий доминирование этого моллюска может возникнуть сразу.

Ряд абиотических факторов оказывает значительное влияние на структуру сообществ. Наиболее важными являются: повторяемость апвеллингов, температуре, экспозиция. Менее значительно влияние глубины.

Повторяемость апвеллингов. В 1991-92 гг в период проведения в море экспериментов отмечен только 1 апвеллинг (падение температуры за сутки на 7,5°C, продолжительность 8 дней). В 1993-94 гг возникло 4 апвеллинга (падение температуры за сутки на 6,9; 15,6;

7,3 и 9,6°C, продолжительность 2; 2; 7; 6 дней соответственно).

Летом 1993 г в кратковременных экспериментах (1-2 мес) в сообществах, развивающихся в период появления двух апвеллингов и относительно низкой для этого времени температуры воды (17°C), отмечено резкое понижение численности мидий и баянусов по сравнению с летом 1991-92 гг.

В экспериментах, при продолжительности исследований 6- 8 мес и наличии апвеллингов в начале экспозиции, отмечены положительные корреляции удельной численности и биомассы особей массовых видов с повторяемостью апвеллингов. По- видимому, разреженность поселений в начале эксперимента под влиянием факторов, сопряженных с апвеллингами, приводит к снижению конкуренции за субстрат и стимулирует в дальнейшем оседание новых и развитие уже вселившихся особей.

Разреженность в поселениях особей в начале экспериментов при наличии апвеллингов способствует в дальнейшем увеличению числа видов в сообществах. В экспериментах, где были отмечены апвеллинги, поселения мидий характеризовались более однородной структурой, чем в других условиях, что может быть полезным при культивировании мидий.

Температура. По данным исследований, выполненных в 1991-94 гг, температура по- разному влияет на оседание и развитие особей разных видов, поскольку диапазон оптимальных температур для развития особей разных видов отличается. Для мидий не отмечено значительной корреляции масс- размерных характеристик особей с температурой. Причина заключается в том, что диапазон оптимальных температур для этого вида лежит в пределах средних значений (10-19°C). К тому же высокая температура (22-24°C) возникает временно летом. Для гидроидного полипа обелии температурный опти-

мум развития колоний лежит в пределах 10- 15°C. Для митилистера оптимум размножения и оседания молодежи на субстрат приурочен к диапазону 20-25°C.

Однако слабо проявляясь на уровне отдельных видов, масс-размерные характеристики особей массовых видов, составляющих 90- 95% сухой биомассы сообществ, тесно коррелируют с температурой. При этом почти всегда знак корреляции отрицательный. Кратковременность влияния высокой температуры и ингибирование оседания особей некоторых массовых видов, например, мидий, обуславливает слабое развитие основной биомассы сообществ по сравнению с сообществами, развивающимися при средних значениях температуры.

Коэффициент корреляции масс-размерных характеристик особей массовых видов с температурой достигает наибольших отрицательных значений ($r = -0,8; -0,9$) при плотном заселении субстрата. Недостаток пространства для вселения и развития особей приводит к обострению конкуренции за субстрат и пищу, а повышение температуры усиливает конкуренцию, что затрудняет как вселение новых, так и развитие уже поселившихся особей.

Резко снижается удельная численность особей в сообществах при возрастании температуры, если в ценозе отмечается малое число массовых видов (2-3 вида макроорганизмов), о чем свидетельствует тесная отрицательная корреляция удельной численности особей массовых видов сообществ с температурой ($r = -0,9$). В данном случае имеет место однообразие микроусловий для оседания организмов, что усложняет вселение новых особей.

Экспозиция. Наиболее тесная и стабильная корреляция ($r \approx +0,7$) числа видов с экспозицией. Поскольку сроки оседания особей разных видов на субстрат различны, увеличение экспозиции способствует возрастанию вероятности заселения пластинок новыми видами.

В среднем при увеличении экспозиции субстратов с 0,5 до 8 месяцев число видов макроорганизмов в сообществах возрастает с одного до восьми.

На удельную численность особей и их средние размеры в период 1991-92 гг экспозиция влияла меньше, чем в 1993-94 гг, так как летом 1991-92 гг за полмесяца особи некоторых массовых видов достигали размеров, сходных с таковыми в 2-3 месячных экспериментах в зимний и осенний периоды. Обильное оседание летом митилястеров было причиной такой же высокой удельной численности 90-95% особей сообществ, которая наблюдалась при экспозиции коллекторов 2-3 месяца осенью и зимой.

Летом 1993-94 гг, при возникновении нескольких апвеллингов, сопровождающихся понижением температуры, не отмечается кратковременного спонтанного оседания и развития особей. Сообщества развивались по мере увеличения экспозиции субстрата более плавно, чем в 1991-92 гг, что и отразила корреляция удельной численности особей видов составляющих 90-95% сухой биомассы в сообществах ($r=+0,4$), удельной биомассой особей этих видов ($r=+0,8$) и средней длиной их особей ($r=+0,7$) с экспозицией.

Отмечено положительное влияние экспозиции на удельную численность особей массовых видов при слабой заселенности субстрата, или неоднородности в заселении площадок. Эти условия отмечены при некоторых значениях факторов среды и параметров сообществ: наличии апвеллингов, коэффициенте вариации удельной численности особей от 59 до 164% для 1991-92 и от 68 до 109% для 1993-94 гг, коэффициенте вариации для средней длины особей от 0,1 до 3,9% для 1991-92 гг.

Положительное влияние экспозиции на среднюю длину особей и удельную биомассу наиболее явно также при условии слабой или не-

равномерной заселенности субстрата, что соответствует: удельной биомассе особей от 0,01 до 0,016 мг/см²/число видов для 1991-92 гг и от 0,01 до 0,03 мг/см²/число видов для 1993-94 гг; коэффициенте вариации удельной биомассы от 16 до 169% для 1991-92 гг и от 64 до 122% для 1993-94 гг.

Таким образом, влияние экспозиции на оседание и развитие особей, а также формирования сообщества обрастания изменялось в зависимости от степени и характера заселения субстрата.

Глубина. Из всех рассмотренных абиотических факторов глубина наиболее слабо связана с численностью особей и их размерами. Однако, для отдельных видов отмечается повторяющаяся концентрация особей на некоторой глубине.

Так, мидии в период интенсивного заселения субстрата весной и ранним летом и при наличии термоклиннов и пикноклиннов, концентрируются на субстратах, расположенных в придонном слое воды (7,5-12 м). Это, вероятно, связано с образованием скачка плотности воды (пикноклина) в зоне образования скачка температуры (термоклина), что способствует концентрации личинок моллюсков в зоне так называемого "жидкого дна" - пикноклина. Численность осевших особей баянусов в период массового заселения субстрата также выше на площадках, расположенных вблизи дна (7-12 м). Однако, по мере увеличения экспозиции субстратов, численность этого усонного рака по глубине постепенно выравнивается в результате последующего оседания особей по всему диапазону водной толщи.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ В СООБЩЕСТВАХ.

Взаимодействие в паре видов "мидия-обелия" определяется разными сроками наиболее интенсивного развития колоний гидроида и

массового заселения субстрата мидиями. Наиболее интенсивно развитие колоний обелии в феврале- начале апреля, а массовое заселение субстрата мидиями отмечается в феврале- начале июня. Во взаимодействии мидии и обелии возможно выделить 2 основных этапа. Первый- конкуренция за субстрат (март- начало апреля). Наиболее интенсивна конкуренция при сочетании еще активно функционирующих колоний (наличии большого числа жизнеспособных гидрантов, поверхность колонии без эпibiонтов) и начального массового заселения субстрата мидиями. Корреляции биомассы обелии с численностью мидий в это время отрицательны и достигают $-0,75$. Второй период- активный эпibiоз мидий на поверхности колоний обелии (апрель- июнь). Корреляции биомассы обелии и численности мидии положительны и достигают $+0,98$. Эпibiоз возникает по причине ослабления жизнедеятельности колоний (отмирания большинства гидрантов, частичная деградация ветвей и зарастания эпифитами) и интенсивного заселения мидиями субстрата. Начиная с конца июня, большая часть кустиков обелии в течение месяца отмирают и отрываются от субстрата вместе с осевшими на них мидиями.

Заселение мидиями кустиков обелии (эпibiоз) можно использовать для дополнительного сбора спата мидий и выращивания моллюсков, влетая кустики гидроидов с молодью мидий в фал. При этом сбор кустиков гидроидов с мидиями следует произвести до массового отмирания колоний.

Эпibiоз, не сопровождаемый конкуренцией, изменяет характер взаимоотношений между видами с конкуренции на более "мирный" (комменсализм). Так разница в размерах особей мидий и баянусов и возможность эпibiоза резко снижают конкуренцию и последующее за ней рассредоточение особей мидий и баянусов по разным площадкам. Отмечается, наоборот, совместное развитие поселений двух видов.

Это отражается в положительных корреляциях между численностью и размерами особей мидий и баянусов при активном эпибиозе более мелких особей на более крупных.

При незначительных отличиях в размерах моллюсков и усонюгих раков и отсутствии эпибиоза наблюдается явное расхождение поселений этих видов по разным площадкам и снижение размеров особей одного вида в присутствии другого. Это характеризуется отрицательными корреляциями между масс-размерными характеристиками особей двух видов.

"Баянус-церамиум (макрофит)". Взаимодействие этой пары видов отражаются, прежде всего, в характере распределения на площадках проростков церамиума. В присутствии домиков баянусов распределение проростков церамиума изменяется с агрегированно-кучного по краям площадок на равномерное. Модельный эксперимент по распределению песчинок на площадках в присутствии домиков баянусов и без них показал, что при наличии на площадках домиков баянусов песчинки концентрировались около них. В то же время на площадках без домиков баянусов наблюдали концентрацию песчинок по краю площадки или полосой на плоскости площадки. Генерируя дополнительные турбулентные завихрения, домики баянусов облегчают прикрепление спор церамиума в разных местах площадки и изменяют характер распределения проростков последнего.

"Баянус-стилохус". В этой паре видов турбеллярия *Stylochus tauricus*-хищник, баянус *Balanus improvisus*-жертва. Питание стилохуса изучали как в лабораторных опытах, так и непосредственно в море. Известно, что эти хищные поликлады уничтожают в природе до 80% особей баянусов [Ржепшевский, 1979]. В наших экспериментах [Murina, Grintsov, 1995] одна особь стилохуса за 24 часа съела полностью мягкое тело баянуса с диаметром подошвы, сходным с длиной самой поликлады. На площадках,

где было больше пустых домиков баянусов, отмечали снижение численности мидий. Будучи монофагом стилоскус, поедая баянуса, кондиционирует среду, ухудшая ее для оседания мидий.

Таким образом, при взаимодействии видов, отражающегося в изменениях масс-размерных характеристик, в районе б. Ласпи можно выделить четыре фактора, влияющих на процесс взаимодействия:

- последовательность заселения субстрата особями разных видов, как в случае с обелией и мидией;

- различия в размерах особей разных видов, способствующие изменению конкуренции на эпибиоз, который не сопровождается конкуренцией и изменяет характер распределения особей в ряду субстратов;

- особенности строения твердых скелетов беспозвоночных, способствующие возникновению дополнительных турбулентных завихрений в пространстве вокруг субстрата и тем самым облегчающие спорам некоторых водорослей оседать на субстрат. При этом изменяется характер распределения проростков водорослей на субстрате.

- наличие пространства вокруг субстрата, позволяющего особям оседать на поверхность и развиваться в сообществе.

Все четыре фактора органически связаны между собой, но главную роль во взаимодействии видов играет величина пространства вокруг субстрата, т.е. недостаток или достаточное его количество для вселения и развития особей. Само пространство вокруг субстрата оказывается важнейшим лимитирующим фактором, влияющим как на развитие особей, так и на характер их расселения. В связи с этим выделяется роль различия в размерах особей разных видов. Если размеры особей невелики и эпибиоз без конкуренции затруднен, пространство, позволяющее особям оседать и развиваться без конку-

ренции быстро заполняется (рис. I). Возникает конкуренция за субстрат. При большой разнице в размерах особей появляется возможность элибиоза без конкуренции, и главные особи могут осваивать новые объемы пространства (рис. II). На рис. показана относительная заполненность объема пространства в случае без элибиоза при плотном заселении (V_1) и с ним (V_2). Можно видеть, что при элибиозе без конкуренции заполненность пространства, позволяющего особям оседать и развиваться, намного меньше. До тех пор пока эти новые объемы не заполнились, особи могут избежать конкуренции. При возникновении нескольких ярусов элибионтов, объем пространства каждого яруса позволяет вселяться новым особям до определенных пределов. Таким образом, организмы через элибиоз способны расширить границы лимитирующего фактора - пространство вокруг субстрата.

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ.

Перенаселение субстрата прикрепленными формами беспозвоночных приводит к интенсивному взаимодействию между видами. В этих случаях пространственная структура сообществ становится пятнистой. В случае обостренной конкуренции на площадках, заселенных особями одного из видов доминантов, наблюдается снижение численности особей или их размера или биомассы других видов. Возникает дифференцированное расселение особей на площадках, которое фиксируют отрицательные межвидовые корреляции между масс-размерными характеристиками особей взаимодействующих видов. Чем больше отрицательных межвидовых корреляций, тем больше вероятность конкуренции.

При развитии элибиозе, который не сопровождается конкуренцией, отмечается совместное скопление особей разных видов "базиби-

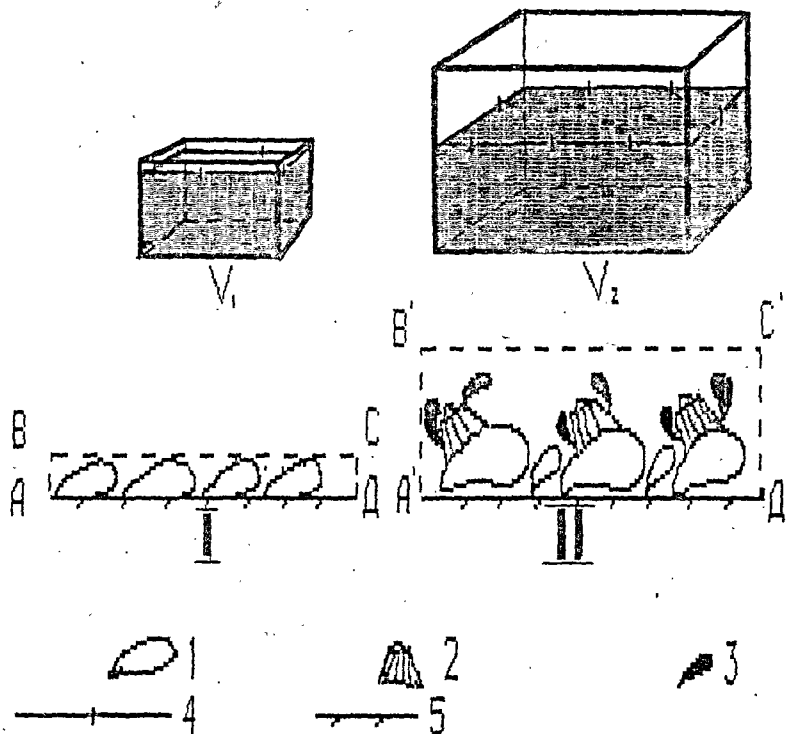


Рис 1. Использование сообществом пространства вокруг субстрата, пригодного для оседания и развития особей.
Обозначения: "I"- сообщество без эпивионтов при плотном заселении, "II"- сообщество с развитым эпивионтом; V_1 и V_2 - условное изображение объёмов пространства, пригодного для оседания и развития особей; ABCD и A', B', C', D' - контуры перпендикулярного субстрату, сечения пространства пригодного для оседания и развития особей; 1- мидия, 2- баянус, 3- митилястер, 4- линия ограничивающая условное заполнение особями пространства, пригодного для заселения и развития, 5- субстрат (перпендикулярное сечение).

онтов и эпсибионтов" на отдельных площадках, что отражается в положительных корреляциях между масс- размерными характеристиками особей разных видов. Максимальное преобладание положительных корреляций над отрицательными является свидетельством явного сожительства особей разных видов (комменсализма) и эпсибиоза.

При отсутствии заметного взаимодействия между видами отмечается случайная пятнистость или равномерность в распределении особей на площадках, не фиксируемая методами многомерной статистики (методами парных корреляций или главных компонент). Чем меньше взаимодействий, тем менее вероятны корреляции между численностью, размерами и биомассой особей разных видов. В случае наиболее независимого развития особей разных видов процент значимых корреляций между характеристиками особей от числа возможных будет наименьшим для исследуемого ряда сообществ. И наоборот, при наиболее активной ориентации особей разных видов друг на друга во время их оседания и развития отмечается максимальный для исследуемого периода процент значимых корреляций от числа возможных.

Условия наиболее обостренной конкуренции между особями за субстрат и пищу и наиболее выраженного эпсибиоза без конкуренции.

В первом случае это максимальное преобладание отрицательных корреляций над положительными (в 1991-92 гг "-98%"; в 1993-94 гг "-28%"), во втором, наоборот- положительных над отрицательными (в 1991-92 гг +52%; в 1993-94 гг +55%).

Результаты исследований сводятся к одному главному - условию обостренной конкуренции- недостаток пространства на субстрате и около него для вселения и развития особей, не позволяющий избежать конкуренции. Это условие соответствует удельной численности особей 4-12 экз/см²/число видов в 1993- 94 гг, средней длине особей 0,1- 2,3 мм в 1991-92 гг и 0,1- 4,4 мм в 1993-94 гг. Среди

факторов выделяются сообщества, формирующиеся при температуре 22- 24°C для 1991-92 гг и 16- 21°C для 1993-94 гг.

Исследуя сообщества, выявили главные условия преобладания положительных корреляций, отражающих положительные взаимодействия. Эти условия следующие: слабое заселение субстрата и разнообразие мест микрообитания на площадках. Первому соответствует удельная биомасса от 0,01 до 0,30 мг/см²/число видов в 1993-94 гг. Второму соответствуют 3-4 вида макроорганизмов в 1991-92 гг и 4-8 видов макроорганизмов, составляющих 90- 95% сухой биомассы сообществ в 1993-94 гг, то-есть наибольшие значения для числа видов по взятым парам лет.

Условия наиболее независимого и наиболее зависимого друг от друга развития особей разных видов в сообществах.

Первому условию соответствует минимум процента зафиксированных значимых корреляций от числа возможных (для 1991-92 гг около 15%; для 1993-94 гг 28%), второму наоборот- максимум процента числа зафиксированных значимых корреляций от всех возможных (для 1991-92 гг 84%; для 1993-94 гг 58%).

Наиболее независимое развития особей разных видов отвечает условиям либо слабой заселенности субстрата (с наличием свободных мест между особями), либо возможности неконкурентного эпибиоза. Первое из условий соответствует удельной численности особей от 0,1 до 3,8 экз/см²/число видов для 1991-92 гг и от 0,1 до 3,9 экз/см²/число видов для 1993-94 гг, наличию апвеллингов в 1993-94 гг. Возможность неконкурентного эпибиоза соответствует средней длине особей 2,4- 8 мм в 1991-92 гг.

Случаи наиболее зависимого развития особей разных видов соответствуют условию недостатка пространства для вселения и развития особей, при котором невозможно избежать контактов между инди-

видуумами. Эти условия возникают при удельной численности особей от 3,81 до 40,0 экз/см²/число видов для 1991-92 гг, температуре от 22 до 24°C для 1991-92 гг, средней длины особей от 0,1 до 2,3 мм для 1991-92 гг и от 0,1 до 4,9 мм для 1993-94 гг, а также удельной биомассе от 1,68 до 46,40 мг/см²/число видов в 1993-94 гг.

ВЫВОДЫ.

1. Впервые проведено исследование сообщества обрастания непластовых пластинок мидийных коллекторов одновременно на нескольких горизонтах в бухте Ласпи (Южный Берег Крыма). Основу сообщества составляют 18 видов беспозвоночных макробентоса. В сообществе доминируют три вида: двустворчатый моллюск *Mytilus galloprovincialis*, усоногий рак *Balanus improvisus* и гидроидный полип *Obelia longissima*.

2. Показано, что величина пространства вокруг субстрата является одним из важнейших лимитирующих факторов, позволяющих особям оседать и развиваться в сообществе, Величина этого пространства корректирует воздействие других факторов на сообщества.

3. Выявлено, что большое различие в размерах особей способствует возникновению эপিбиоза без конкуренции и увеличивает количество пространства для оседания и развития особей. Это сопровождается изменением характера расселения особей в ряду площадок с дифференцированным при конкуренции на случайное при эпибиозе.

4. Установлено, что равномерному распределению особей на субстрате и плавному развитию биомассы во времени способствуют апвеллинги, сопровождаемые резким понижением температуры воды и сменой водных масс.

5. Определено, что при увеличении экспозиции субстрата до 6- 8 месяцев в период появления апвеллингов, наблюдаются более одноразмерные поселения мидий, чем при их отсутствии.

6. По значимости факторы, определяющие процесс формирования мидиевого биоценоза, распределяются в следующей последовательности:

абиотические - пространство вокруг субстрата, повторяемость апвеллингов, среднесуточная температура, экспозиция, глубина; биотические - численность особей, число видов, средний размер особей, биомасса.

7. Показано, что развитие древовидных форм гидроидных полипов на субстрате способствует возникновению трехъярусной структуры сообществ:

первый ярус- особи базибionты с накапливающейся между ними взвесью и развитой инфауной;

второй ярус- особи эпибионты с развивающимися на них эпифитами;

третий ярус- кустики гидроида *O. longissima* с голожаберными моллюсками и другими организмами.

8. Определены значимые факторы среды и параметры сообществ, затрудняющие вселение и развитие особей. Численность, биомасса и температура способствуют дифференцированному расселению особей в ряду площадок.

9. Выявлены значимые факторы среды и параметры сообществ, облегчающие вселение и развитие особей. Средняя длина особей и число видов способствуют совместному расселению особей на площадках или случайному расселению в ряду субстратов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рогинская И.С., Гринцов В.А. Голожаберный моллюск *Doridella obscura* (Verrill)- новый вседенец в Черное море.//Океанология.1990. Т. 30. N 5. С 855-857.

2. Рогинская И.С., Гринцов В.А. О размножении и расселении в Черном море голожаберника-иммигранта *Doridella obscura* (Gastropoda, Opisthobranchia, Corambidae).// Зоол. журн. 1995, Т 74, вып 7, С 28-31.

3. Мурина В.В., Гринцов В.А. Морфология личинок массового черноморского вида усоногих раков *Balanus improvisus* //Вестник зоологии, 1995, N4, С49-53.

4. Grintsov V.A. Biodiversity in the fouling community. The Second International Conference an the Mediterranean Coastal Enviroment. Oktober 24-27,1995. Autoritat Portuaria de Tarragona Spain. editor Erdal Ozhan. Volume 1.pp 17-21,1995.

5. G.Murina., V.Grintsov., A.Solonchenko. *Stylochus tauricus* predator on the barnacle *Balanus improvisus* in the Black Sea. J. Hydrobiologia. Belgium, editor L.R.G.Connon, V 305, 1995, pp 101-104.

6. I.Roginskaya., V Grintsov. Range expansion an alien invader- the nudibranch mollusk *Doridella obscura* Verril, 1870 (Opisthobranchia: Corambidae) in the Black Sea.//Veliger. 1997, Vol 40, N 2, P 169- 173.

Грінцов Володимир Андрійович, дисертація: "Формування суспільства обростання мідійних колекторів в бухті Ласпі (Чорне море)", на здобуття вченого ступеню кандидата біологічних наук із спеціальності гідробіологія (03.00.18), Інститут біології південних морів НАН України, м.Севастополь, 1997 р.

Досліджено формування суспільства обростання на мідійних колекторах та вплив на нього екологічних факторів.

Vladimir A. Grintsov, candidate of biology degree dissertation manuscript: "Forming fouling communities of mussel collectors at the Lasy Bay (Black Sea)", specialisation-hydrobiology (03.00.18), Institute of Biology of the Southern Seas NASU, Sevastopol, 1997.

Influence of the ecological factors upon the forming fouling communities on the mussel collectors has been studied.

Ключові слова: суспільство обростання, мідійні колектори, екологічні фактори, простір навколо субстрату.