

## ХОРОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ПРИБЕРЕЖНОГО УГРУПОВАННЯ ОБРОСТАННЯ, ЩО ФОРМУЄТЬСЯ ЧОРНОМОРСЬКОЮ МІДІЄЮ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS*

О.Ю. Варігін

**Chorological structure of the coastal fouling community formed by the Black Sea mussel *Mytilus galloprovincialis*. – Varigin O.Yu.** – Peculiarities of the chorological structure of the coastal fouling community formed by the bivalve mollusk *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 on the underwater surface of shore protection structures located within the Odessa Bay of the Black Sea have been revealed. The spatial distribution of sedentary invertebrates *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) (*Bivalvia*) and *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (*Cirripedia*), which form the basis of the fouling community, has been determined. These invertebrates have been found to be fairly unevenly distributed on the vertical surface of the substrate. The frequency of occurrence of size groups and features of quantitative development of these species within different horizons of the community at depths of 0,5 and 2,0 m were determined. In the Odessa Bay of the Black Sea settlement of shore protection structures occurs as a result of settlement of larvae of these invertebrates. Further development of the chorological structure of the fouling community is carried out during succession, as a result of which a complex multi-layered formation is formed on the substrate, consisting mainly of mussels and barnacles. These invertebrates belong to the functional group of species of "long-term architects", which form the spatial configuration of the fouling community. Small sizes bivalves (*Abra segmentum* (Recluz, 1843) and *Lentidium mediterraneum* (Costa, 1830)) and gastropods (*Pusillina lineolata* (Michaud, 1830) and *Setia valvatoidea* (Milaschewitsch, 1909)), as well as sedentary crustaceans (*Ampithoe ramondi* Audouin, 1826 and *Erichthonius difformis* M.-Edwards, 1830) and polychaetas (*Polydora cornuta* Bosc, 1802 and *Fabricia stellaris* (Muller, 1774)), which live in self-constructed tubes and live less than one year belong to the category of "short-term architects". These functional groups of species contribute an appropriate architectural element to the fouling community, creating favorable conditions for the habitat of other organisms.

**Key words:** spatial distribution of invertebrates, fouling community, Odessa Bay, Black Sea.

**Address:** Institute of Marine Biology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Pushkinska st., 37, Odessa, Ukraine; e-mail: sealife\_1@email.ua

**Хорологічна структура прибережного угруповання обростання, що формується чорноморською мідією *Mytilus galloprovincialis*. – Варігін О.Ю.** – Виявлені особливості хорологічної структури прибережного угруповання обростання, що формується двостулковим молюском *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 на підводній поверхні берегозахисних споруд, розташованих в межах Одеської затоки Чорного моря. Визначено просторовий розподіл седентарних безхребетних *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) (*Bivalvia*) і *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (*Cirripedia*), які утворюють основу угруповання обростання. З'ясовано, що ці безхребетні розподілені на вертикальній поверхні субстрату досить нерівномірно. Визначено частоту зустрічальності розмірних груп, та особливості кількісного розвитку цих видів в межах різних горизонтів угруповання на глибини 0,5 і 2,0 м. В Одеській затоці Чорного моря заселення поверхонь берегозахисних споруд відбувається в результаті осідання личинок згаданих безхребетних. Подальший розвиток хорологічної структури угруповання обростання здійснюється в ході сукцесії, в результаті якої на субстраті формується складне багатоярусне утворення, що складається в основному з мідій, мітілястерів і баянусів. Ці безхребетні відносяться до функціональної групи видів «довгострокових архітекторів», які формують просторову конфігурацію угруповання обростання. Дрібні двостулкові (*Abra segmentum* (Recluz, 1843) і *Lentidium mediterraneum* (Costa, 1830)) та червоногі молюски (*Pusillina lineolata* (Michaud, 1830) і *Setia valvatoidea* (Milaschewitsch, 1909)), а також малорухливі ракоподібні (*Ampithoea mundi* Audouin, 1826 і *Erichthonius difformis* M.-Edwards, 1830) і багатощетинкові черви (*Polydora cornuta* Bosc, 1802 і *Fabricia stellaris* (Muller, 1774)), які мешкають в самостійно побудованих трубках і живуть менше одного року відносяться до категорії «короткострокових архітекторів». Ці функціональні групи видів вносять відповідний архітектурний елемент в угруповання обростання, створюючи сприятливі умови для мешкання інших організмів.

**Ключові слова:** просторовий розподіл безхребетних, угруповання обростання, Одеська затока, Чорне море.

**Адреса:** ДУ «Інститут морської біології НАН України», вул. Пушкінська, 37, Одеса, Україна;  
e-mail: sealife\_1@email.ua

## Вступ

Як відомо, в Чорному морі відомо, що формує основу прибережного угруповання обростання є двостулковий молюск мідія *Mytilus galloprovincialis* (Alexandrov 2008). Мідії в даному випадку представляють собою екосистемних інженерів, які в результаті свого розвитку модифікують навколишнє середовище, створюючи сприятливі умови для мешкання інших видів (Borthagaray, Carranza 2007; Jones et al. 2010). В той же час ці відносно великі за розміром молюски сумісно з іншими організмами утворюють угруповання консортивного типу (Tsarik, Tsarik 2002; Protasov et al. 2010). Це угруповання має складну просторову структуру, яка формується декількома функціональними групами безхребетних (Grintsov, Poltarukha 2004). При цьому ядром відповідної консорції є вид детермінант мідія – едифікатор цієї системи, з яким організми консорти зв'язані стійкими біотичними зв'язками (Varigin 2018). Як відомо, в подібних біологічних системах топічні зв'язки, які впливають на умови мешкання організмів, завжди є найбільш стійкими (Protasov 2006).

Формування хорологічної структури цього складного утворення, розташованого на підводній поверхні твердих субстратів, здійснюється в ході екологічної сукцесії, яка триває деякий час після осідання личинок мідій на поверхню субстрату (Braiko 1985). При цьому в процесі росту мідії формують складні утворення – друзи, в яких молюски різного розміру і віку розташовуються таким чином, щоб сифони їх водорухової системи були спрямовані в бік навколишньої водної товщі. Це необхідно для забезпечення функціонування угруповання обростання в якості природнього біофільтра в прибережній зоні моря (Govorin et al. 2004). Прикріплюються мідії до субстрату за допомогою своїх бісусних ниток, в результаті чого передні частини їх черепашок щільно стикаються один з одним. Внаслідок цих структурних особливостей мідієвих друз відносно доступними для осідання личинок інших безхребетних залишаються тільки задні частини черепашок молюсків (Varigin 2016).

Метою роботи було виявлення характеру хорологічної структури прибережного угруповання обростання, що формується двостулковим молюском *Mytilus galloprovincialis* на твердих субстратах в межах Одеської затоки Чорного моря.

## Матеріали та методики

Проби відбирали в травні 2015 року з підводної вертикальної поверхні траверсів, які є частиною берегозахисних споруд Одеського узбережжя. Максимальна глибина біля стінки цих споруд була 3,2 м. Проби відбирали з двох горизонтів, віддалених від поверхні на 0,5 і 2,0 м. Візуальні спостереження показали, що мідії в обростанні формують друзи, що складаються з молюсків різних розмірів. Збір проб проводили за допомогою металевої рамки, розміром 20×20 см, обтягнутою млиновим газом. Відібрані проби промивали через систему сит з мінімальним вічком 0,5 мм. Всі виявлені організми ідентифікували до виду, підраховували, вимірювали і зважували.

Для аналізу хорологічної структури прибережного угруповання обростання використовували кількісні параметри видів, які були розташовані на різній глибини в межах вертикальної поверхні досліджуваних траверсів. Серед цих безхребетних досліджувались види, які ведуть прикріпленний спосіб життя, а також дрібні двостулкові і червононогі молюски, ракоподібні і поліхети, які мешкають самостійно побудованих трубках. Для опису кількісних параметрів цих видів використовували загальноприйняті показники чисельності ( $N$ ) екз.·м<sup>-2</sup> та біомаси ( $B$ ) г·м<sup>-2</sup>.

## Результати та обговорення

В результаті проведених досліджень було з'ясовано, що організми угруповання обростання розподілені на вертикальній поверхні субстрату досить нерівномірно. В першу чергу були виявлені певні відмінності в характері розподілу організмів у верхньому (глибина 0,5 м) і нижньому (глибина 2 м) горизонтах субстрату. Глибина тут виступає в якості інтегрального фактора, з яким пов'язані такі параметри, як освітленість і температура води, ступінь насичення її киснем, інтенсивність руху водної маси, яка обумовлена характером хвильового впливу, наявність трофічних ресурсів для мешканців угруповання.

Підводні спостереження показали, що мідії *Mytilus galloprovincialis* зазвичай утворюють на вертикальній поверхні траверсів різні скупчення, що тягнуться від поверхні до дна. Так, чисельність мідій у верхній частині субстрату складала 7940 екз.·м<sup>-2</sup>. У нижній частині цей показник був в півтора рази більше ( $N = 11960$  екз.·м<sup>-2</sup>) (Рис. 1).

Просторовий розподіл іншого виду двостулкових молюсків мітілястерів *Mytilaster*

*lineatus* був більш рівномірним. Так, у верхньому горизонті його чисельність становила 31300 екз.·м<sup>-2</sup>, а в нижньому – 30880 екз.·м<sup>-2</sup> (Рис. 1). При цьому субстратом для прикріплення мітілястерів служили як черепашки мідій, так і їх бібусні нитки. Численна молодь мітілястерів зазвичай

знаходила собі притулок і укриття в переплетеннях бібусних ниток мідій, а дорослі особини розташовувалися на поверхні черепашок цих молюсків. При цьому на черепашках дорослих мідій знаходилося від 1 до 36 особин мітілястерів.

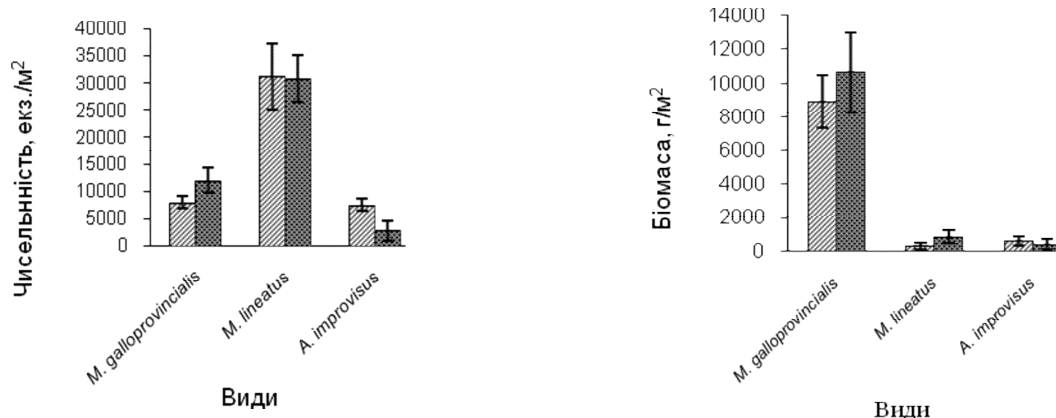


Рис. 1. Чисельність і біомаса масових видів угруповання обростання Одеської затоки Чорного моря на глибині 0,5 м (світле штрихування) і 2,0 м (темне штрихування)

Fig. 1. Abundance and biomass of the mass species of the fouling community in the Odessa Bay of the Black Sea at a depth of 0,5 m (light hatching) and 2,0 m (dark hatching)

Третій представник седентарної фауни угруповання обростання *Amphibalanus improvisus* у верхній частині траверса утворював майже в 2,7 рази більш численні скупчення (N = 7440 екз.·м<sup>-2</sup>), ніж в нижній (N = 2740 екз.·м<sup>-2</sup>) (Рис. 1).

При цьому поселення цих ракоподібних, з причини відсутності в угрупованні іншого вільного субстрату, були зосереджені в основному на поверхні черепашок двостулкових молюсків. На черепашках мітілястерів баянуса зазвичай були представлені лише однією особиною. Значно рідше зустрічалися молюски, у яких на кожній стулці було по одному будиночку вусоногих ракоподібних. На одній стулці мітілястера просто фізично не може поміститися більше одного будиночка баянуса, з огляду на те, що розміри цих тварин одного порядку.

Інтенсивність поселення баянусів на черепашках мідій залежить, перш за все, від стану молюсків в друзі. Мідії, розташовані в центрі друзи зазвичай позбавлені епіфауни. На черепашках молюсків, зосереджених на периферії друзи, баянуса розташовувалися в кількості від 1 до 18 особин. Причому

прикріплялися вусоногі ракоподібні зазвичай на поверхні заднього краю черепашки в безпосередній близькості від ввідних і вивідних сифонів молюска. Таке розташування обумовлено тим, що баянуса для добування їжі можуть використовувати мікроциркуляційні потоки води, що створюються в процесі роботи фільтраційного апарату мідій (Raikina 2008).

Таким чином, мідії, мітілястери і баянуса, послідовно використовують один одного як субстрат, утворюючи своєрідне трьохярусне поселення, яке складає основу чорноморського угруповання обростання. Причому мідія в зв'язку зі значною різницею в розмірах, мабуть, досить індиферентно відноситься до присутності такої епіфауни (Zaika et al. 1990).

Як видно з наведених даних, найчисленнішим з усіх масових седентарних видів угруповання обростання був мітілястер. Так, його чисельність у верхньому горизонті перевищувала відповідні показники двох інших видів більш ніж в 4 рази. У нижньому горизонті чисельність мітілястера перевищувала чисельність мідії в 2,5 рази, а баянуса – більш ніж на порядок.

При порівнянні біомас досліджуваних видів виявляються зовсім інші співвідношення. Тут на перший план виходить мідія. За своєю біомасою вона на порядок перевищує відповідні показники всіх інших представників седентарної фауни угруповання обростання. Так, за цим показником мідія в верхній частині траверса більш ніж в 30 разів перевищувала мітілястера і в 15 разів – балянуса. У нижній частині траверса це перевищення становило в 12 і 26 разів, відповідно (Рис. 1).

Такі відмінності в чисельності і біомасі седентарних видів угруповання обростання обумовлені різницею в їх розмірно-частотному розподілі в верхньому і нижньому горизонтах. Так, у верхній частині траверса на частку молоді мідій, довжиною черепашки до 5 мм, припадало близько 40% чисельності всіх розмірних груп. Чисельність інших розмірних

груп у міру збільшення довжини черепашки мідій поступово знижувалася з 11 до 5%. Єдиний пік розмірно-частотного розподілу припадав на групу 35–40 мм, частота зустрічальності якої становила 8,3%. Закінчувався цей ряд групою 45–50 мм, що становить 1,7% від загальної чисельності всіх розмірних груп (Рис. 2).

У нижній частині траверса на частку молоді мідії доводилося до 37% чисельності всіх розмірних груп. Чисельність інших розмірних груп у міру збільшення довжини черепашки мідій також знижувалася, утворюючи два піки на рівні груп 15–20 і 20–25 мм, частота зустрічальності яких становила 13 і 11,7%, відповідно. Закінчувався цей ряд групою 60–65 мм, що становить 0,7% від загальної чисельності всіх розмірних груп (Рис. 2).

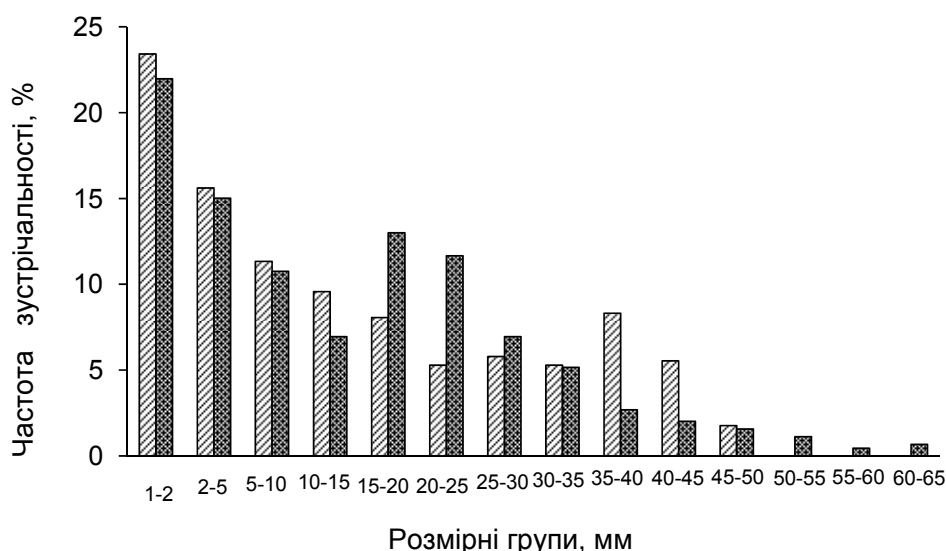


Рис. 2. Частота зустрічальності розмірних груп *Mytilus galloprovincialis* в угрупованні обростання Одеської затоки Чорного моря на глибині 0,5 м (світле штрихування) і 2 м (темне штрихування)

Fig. 2. Frequency distribution of *Mytilus galloprovincialis* size groups of the fouling community in the Odessa Bay of the Black Sea at a depth of 0,5 m (light hatching) and 2,0 m (dark hatching)

Як видно з отриманих даних, у верхній частині траверса в більшості випадків були зосереджені молоді молюски, а в нижній – дорослі. Так, у верхній частині траверса максимальна довжина мідій не перевищувала 50 мм. Причому на частку молюсків, довжиною до 20 мм припадало близько 70% від загальної чисельності мідій. У нижній частині траверса на мідій, довжиною від 20 до 65 мм припадало понад 45% від загальної чисельності молюсків.

Розмірно-частотний розподіл мітілястера мав дещо інший характер. Переважна більшість

молюсків була представлена молоддю довжиною до 3 мм. Так, у верхній частині траверса на їх частку доводилося до 80% чисельності всіх розмірних груп (Рис. 3). При цьому частка мітілястерів довжиною від 6 до 16 мм становила лише 3,5% від загальної чисельності молюсків. У нижній частині траверса на частку молоді доводилося 61,4%, а на частку дорослих особин довжиною від 6 до 16 мм – 15% від загальної чисельності молюсків (Рис. 3).

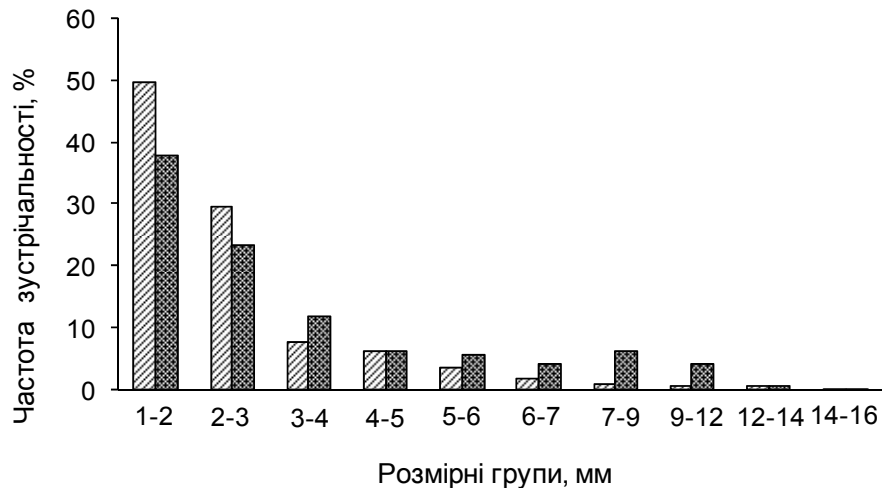


Рис. 3. Частота зустрічальності розмірних груп *Mytilaster lineatus* в угрупованні обростання Одеської затоки Чорного моря на глибині 0,5 м (світле штрихування) і 2 м (темне штрихування)

Fig. 3. Frequency distribution of *Mytilaster lineatus* size groups of the fouling community in the Odessa Bay of the Black Sea at a depth of 0,5 m (light hatching) and 2,0 m (dark hatching)

З отриманих даних також випливає, що зазначене вище перевищення чисельності мітілястерів над відповідними показниками інших представників седентарної фауни угруповання обростання, в тому числі мідій, обумовлено в першу чергу суттєвим переважанням молоді в популяції цих молюсків.

Розмірно-частотний розподіл баянуса в угрупованні обростання був більш рівномірним,

що пов'язано з регулярним осіданням на субстрат личинок цього виду протягом всього року (Alexandrov 2008). У верхній частині траверса переважали молоді особини, а в нижній – дорослі. Так, більшість особин розміром від 3 до 5 мм було зосереджено у верхньому горизонті. У нижньому горизонті переважали екземпляри розміром від 6 до 10 мм (Рис. 4).

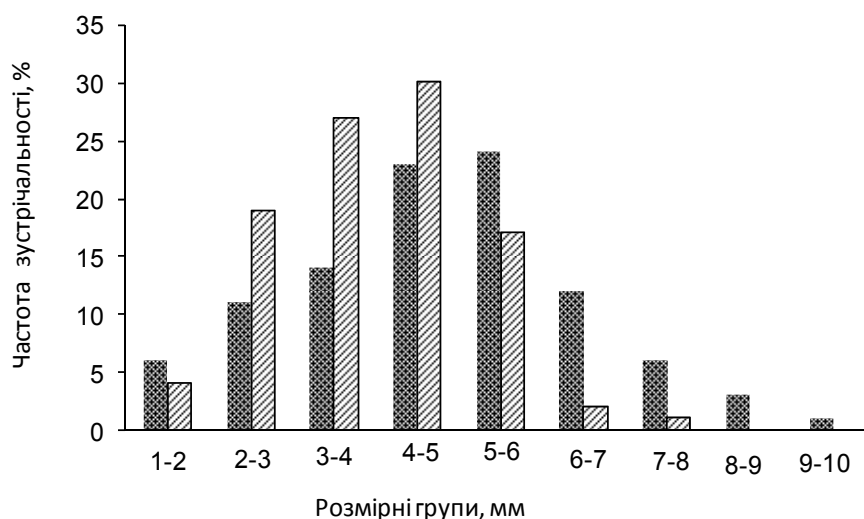


Рис. 4. Частота зустрічальності розмірних груп *Amphibalanus improvisus* в угрупованні обростання Одеської затоки Чорного моря на глибині 0,5 м (світле штрихування) і 2 м (темне штрихування)

Fig. 4. Frequency distribution of *Amphibalanus improvisus* size groups of the fouling community in the Odessa Bay of the Black Sea at a depth of 0,5 m (light hatching) and 2,0 m (dark hatching)

Крім мідії і мітілястера до складу угруповання обростання входили деякі інші види двостулкових молюсків. Найбільш поширеними серед них були *Abra segmentum* і *Lentidium mediterraneum*. Перший з них *A. segmentum* має тонкостінну овальну черепашку білуватого кольору. Два рухливих сифони, які можуть значно витягуватися, допомагають моллюску в активному пошуку їжі. Для другого виду *L. mediterraneum* характерна наявність міцної злегка витягнутої і гладкої зовні черепашки білого або кремового кольору та рухливої ноги, за допомогою якої моллюск може легко пересуватися. У цього виду права стулка черепашки завжди трохи крупніше лівої.

Ці молюски в умовах угруповання обростання мешкали у вузьких проміжках між черепашками мідій серед переплетення їх бісусних ниток. Відомо, що сформоване на субстраті складне утворення, яке складається зі скріплених нитками бісуса мідій, а також їх епібіонтів, являє собою своєрідну седиментаційну пастку, в якій поступово накопичуються частинки детриту (Yager et al. 1993). Крім того, активно діюча у двостулкових молюсків система фільтрації води призводить до накопичення частини їх фекалій і псевдофекалій в межах угруповання (Kautsky, Evans 1987). Цей матеріал являє собою прийнятне середовище мешкання для *A. segmentum* і *L. mediterraneum*.

В таких умовах обмеженого простору ці види двостулкових молюсків не досягали віку більше одного року. Їх просторовий розподіл на вертикальній поверхні субстрату носив випадковий характер і мало залежав від глибини мешкання. В умовах прибережного угруповання обростання *A. segmentum* і *L. mediterraneum* досягали чисельності 250 і 800 екз.·м<sup>-2</sup> та біомаси 4,83 і 5,81 г·м<sup>-2</sup>, відповідно.

Просторовий розподіл малорухомих організмів, що входять до складу угруповання обростання мав дещо інший характер. Різні розмірні групи представників дрібних червоногих молюсків, що повільно пересуваються по поверхні субстрату, найчастіше тримаються в межах певних горизонтів угруповання обростання. Серед них найбільш масовими були *Pusillina lineolata* і *Setia valvatoides*. Так, молоді особини *P. lineolata* мешкали, в основному, в межах верхнього горизонту угруповання на глибині 0,5 м. Велика частина з цієї молоді (28,4%) була розміром від 1,0 до 1,5 мм. На частку ювенільних особин, розміром до 0,5 мм,

доводилося до 9,9% від загального числа молюсків. Частка дорослих особин, розміром 3,0–3,5 мм, що мешкають в цьому горизонті, не перевищувала 1,2%.

Дорослі екземпляри *P. lineolata* були зосереджені в нижньому горизонті на глибині 2 м. При цьому близько 36% від загального їх числа становили особини розміром від 2,0 до 2,5 мм. На частку ювенільних особин тут припадало лише 2,3% від загальної кількості. Причому найкрупніші екземпляри, розміром до 4 мм було виявлено тільки в нижньому горизонті угруповання.

Найдрібніші представники червоногих молюсків, наприклад, *S. valvatoides*, що відносяться до різних розмірних груп, також найчастіше трималися в зонах, розташованих в межах певних горизонтів підводної поверхні субстрату. У більшості виявлених молюсків висота черепашки не перевищувала 1,3–1,5 мм. У той же час, в межах нижнього горизонту на глибині 2 м було знайдено окремі екземпляри *S. valvatoides*, висота черепашки яких становила 1,8 мм, що перевищує максимальні розміри, наведені для цього виду, що мешкає в Чорному морі (Chukhchin 1983).

Аналіз просторового розподілу *S. valvatoides* на вертикальній поверхні траверса показав, що їх найбільші скупчення, чисельністю 11645 екз.·м<sup>-2</sup> і біомасою 4,98 г·м<sup>-2</sup> були зосереджені в нижній частині траверсу. У верхній частині траверсу, де часто спостерігається бурхлива гідродинамічна активність водних мас, що не дозволяє молюскам утриматися на субстраті, ці показники були значно нижче та склали 250 екз.·м<sup>-2</sup> і 0,015 г·м<sup>-2</sup>, відповідно.

Крім того, характер зміни з глибиною цих параметрів пов'язаний ще із особливостями частотно-розмірного розподілу *S. valvatoides* на вертикальній поверхні субстрату. В межах верхнього горизонту угруповання на глибині 0,5 м переважали молоді молюски, висота черепашки яких не перевищувала 0,1–0,3 мм. У межах нижнього горизонту на глибині 2,0 м розподіл цих молюсків був найбільш рівномірним. Частка молоді тут не перевищувала 6% від загального числа тварин. Частка дорослих особин з висотою черепашки 1,4–1,6 мм була близько 12%.

З ракоподібних, що мешкають в межах прибережного угруповання обростання, до відносно малорухомих видів належали представники ряду Amphipoda *Ampithoe ramondi* і *Ericthonius difformis*. Ці ракоподібні майже постійно мешкали в самостійно побудованих

трубках, які були прикріплені до субстрату. Залишали вони свої трубки лише в одному випадку – коли наставав час розмноження. Просторовий розподіл цих фітофільних видів залежав від наявності водоростей на субстраті. В межах верхнього горизонту угруповання, де були зосереджені зарости макрофітів, *A. ramondi* і *E. difformis* досягали чисельності 1700 і 770 екз.·м<sup>-2</sup> та біомаси 10,5 і 0,15 г·м<sup>-2</sup>, відповідно.

Іншими організмами, що мешкають самостійно побудованих трубках, були дрібні седентарні поліхети *Polydora cornuta* і *Fabricia stellaris*. Ці поліхети ніколи не залишали своїх житлових трубок. Їх просторовий розподіл був обумовлений наявністю скупчень детриту, що спостерігалися в проміжках між черепашками мідій. В межах угруповання обростання *P. cornuta* і *F. stellaris* досягали чисельності 700 і 420 екз.·м<sup>-2</sup> та біомаси 0,14 і 0,11 г·м<sup>-2</sup>, відповідно. Наявність житлових трубок цих видів малорухливих ракоподібних і поліхет підвищувала гетерогенність субстрату та сприяла формуванню локальних схованок для більш малорозмірних мешканців угруповання обростання.

Просторовий розподіл достатньо рухливих видів, до яких належить переважаюча більшість безхребетних, що мешкають в угрупованні обростання, постійно змінювався на протязі доби. В зв'язку з цим основний вклад в формування хорологічної структури угруповання обростання вносили організми, які в дорослому стані вели прикріплені спосіб життя. Вони формували своєрідну архітектуру угруповання, тобто просторову конфігурацію цього надвидового утворення, яка обумовлена діяльністю живих організмів. При цьому до функціональної групи видів «довгострокових архітекторів» відносяться мідії, мітілястери і баянуси, які складають основу угруповання обростання. А до категорії «короткострокових

архітекторів» відносяться види, особини яких живуть менше одного року. В даному випадку це дрібні двостулкові і черевоногі молюски, а також представники малорухливих ракоподібних і поліхет, які мешкають самостійно побудованих трубках. Ці функціональні групи видів вносять відповідний архітектурний елемент в угруповання, створюючи сприятливі умови для мешкання інших організмів (Grintsov, Poltarukha 2004).

### Висновки

Хорологічна структура прибережного угруповання обростання, що формується чорноморською мідією, характеризується вираженою нерівномірністю розподілу безхребетних. В Одеський затоці Чорного моря седентарні безхребетні, які утворюють основу угруповання обростання, формують складну просторову структуру, заселяючи ті чи інші горизонти вертикальних поверхонь субстратів. Причому, на різних горизонтах траверса формуються поселення цих тварин різного розмірного складу. Заселення цих поверхонь відбувається в ході сукцесії, в результаті якої на субстраті формується складне багаторушне утворення, що складається в основному з мідій, мітілястерів і баянусів. Ці безхребетні, згідно з термінологією В. Грінцова і О. Полтарухи (Grintsov, Poltarukha 2004), відносяться до функціональної групи видів «довгострокових архітекторів», які формують просторову конфігурацію угруповання обростання. Дрібні двостулкові і черевоногі молюски, а також малорухливі ракоподібні і поліхети, які мешкають в самостійно побудованих трубках і живуть менше одного року відносяться до категорії «короткострокових архітекторів». Ці функціональні групи видів теж вносять відповідний архітектурний елемент в складну просторову конфігурацію угруповання.

ALEKSANDROV, B.G. (2008) *Gidrobiologicheskije osnovy upravlenija sostojaniem pribreznyh ekosistem Chernogo morja* [Hydrobiological bases of management of the Black Sea coastal ecosystems]. Naukova dumka, Kiev. (in Russian).  
BORTHAGARAY, A., CARRANZA, A. (2007) Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica*, 31(3): 243–250. doi:10.1016/j.actao.2006.10.008

BRAJKO, V.D. (1985) *Obrastanie v Chernom more* [Fouling in the Black Sea]. Naukova dumka, Kiev. (in Russian).  
CHUHCHIN, V.D. (1983) *Ekologija brjuhonogih molljuskov Chernogo morja* [Ecology of the Black Sea gastropods]. Naukova dumka, Kiev. (in Russian).  
GOVORIN, I.A., ADOBOVSKY, V.V., SHATSILLO, Y.I. (2004) Fouling of Hydroengineering Structures with Mussels as a Natural Biofilter Component in the Coastal Zone of the Black Sea. *Hydrobiological Journal*, 40(5): 62–69.

- doi:10.1615/HydrobJ.v40.i5.60
- GRINTSOV, V.A., POLTARUKHA, O.P. (2004) Functional species groups in the architecture of a fouling community. *Oceanology*, 44(4): 548–553.
- 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(12): 1862–1869.  
doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18782.x
- 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.  
doi:10.3354/meps038201
- PROTASOV, A.A. (2006) O topicheskikh otnoshenijah i konsortivnyh svyazjah v soobshhestvah [About topical relations and consortium links in communities]. *Siberian Journal of Ecology*, 1: 97–103. (in Russian).
- PROTASOV, A.A., JURISHINEC, V.I., MOROZOV-SKAJA, I.A. (2010) Konsorcija i konsortivnye otnoshenija v gidrobiocenozah [Consortium and consortium relations in hydrobiocenoses]. *Hydrobiological zhurnal*, 46(3): 3–18. (in Russian).
- RAILKIN, A.I. (2008) Kolonizacija tverdyh tel bentosnymi organizmami [Colonization of solids by benthic organisms]. Sankt-Petersburg University, Sankt-Petersburg. (in Russian).
- TSARIK, J.V., TSARIK, I.J. (2002) Konsorcija yak zagalnobiotychny yavlyshhe [Consortium as a general biotic phenomenon]. *Visnyk of Lviv University. Biology Series*, 28: 163–169. (in Ukrainian).
- VARIGIN, A.Y. (2016) Troficheskaja struktura soobshhestva obrastaniya Odesskogo zaliva Chernogo morja [Trophic structure of the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)]. *Biosystems Diversity*, 24(2): 276–282. (in Russian).  
doi:10.15421/011635
- VARIGIN, A.Y. (2018) Bioticheskie svyazi v soobshhestve obrastaniya Odesskogo zaliva Chernogo morja [Biotic links in the fouling community of Odessa Bay (Black Sea)]. *Biosystems Diversity*, 26(1): 24–29. (in Russian).  
doi:10.15421/011804
- YAGER, P., NOWELL, A., JUMARS, P. (1993) Enhanced deposition to pits: a local source for benthos. *Journal of Marine Researches*, 51(1): 209–236. doi:10.1357/0022240933223819
- ZAIKA, V.E., VALOVAJA, N.A., POVCHUN, A.S., REVKOV, N.K. (1990) Mitilidy Chernogo morja [Mytilids of the Black Sea]. *Naukova dumka*, Kiev. (in Russian).