

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет магістерської підготовки
Кафедра водних біоресурсів та
аквакультури

КВАЛІФІКАЦІЙНА МАГІСТЕРСЬКА РОБОТА

на тему: «Формування обростань північно-західної частини Чорного
моря і їх вплив на екосистему»

Виконав: студент 2 курсу, групи МВБ – 18
Спеціальності 207 «Водні біоресурси та
аквакультура»
Харчевніков Мар'ян Іванович

Керівник старший викладач
Тучковенко Оксана Аркадіївна

Рецензент Сербов Миколай Георгійович

Одеса - 2019

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет магістерської підготовки

Кафедра водних біоресурсів та аквакультури

Рівень вищої освіти: магістр

Спеціальність 207 «Водні біоресурси та аквакультура»

(шифр і назва)

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри Шекк П.В.

д.с.-г.н., проф.

“ 28 ” жовтня 2019 року

З А В Д А Н Н Я

НА МАГІСТЕРСЬКУ КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ СТУДЕНТУ

Харчевнікову Мар'яну Івановичу

(прізвище, ім'я, по батькові)

1. Тема роботи: Формування обростань північно-західної частини Чорного моря і їх вплив на екосистему

керівник роботи Тучковенко Оксана Аркадіївна

(прізвище, ім'я, по батькові, науковий ступінь, вчене звання)

затверджені наказом

вищого навчального закладу від « 8 » жовтня 2019 року № 235-С

2. Строк подання студентом роботи 07 грудня 2019 р.

3. Вихідні дані до роботи: джерела наукової інформації з досліджуваної теми

Мета магістерської роботи - є на основі даних комплексних досліджень, здійснених в рамках Міжнародної Чорноморської екологічної програми, оцінити екологічні аспекти формування обростань морських екосистем.

Оцінити причини деградації екосистеми Чорного моря, а також погіршення якості його прибережних вод, основною з яких стала евтрофікація, нафтове і бактеріальне забруднення.

4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити):

Детальний аналіз наявної в літературі інформації що до сучасного стану обростань північно-західної частини Чорного моря, стадій формування обростань, основних обростателів, тощо. Визначення ступеню вивченості питання.

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень)
Обов'язковими рисунками є ті що ілюструють місце досліджень, графіки та таблиці, які характеризують ті чи інші показники, що використовуються для розрахунків та прогнозів необхідних для вирішення поставлених задач.

6. Консультанти розділів роботи

Розділ	Прізвище, ініціали та посада консультанта	Підпис, дата	
		завдання видав	завдання прийняв
1	Шекк П.В, док.с-г.н., проф., зав.каф. ВБР		
2	Шекк П.В, док.с-г.н., проф., зав.каф. ВБР		
3	Шекк П.В, док.с-г.н., проф., зав.каф. ВБР		
4	Шекк П.В, док.с-г.н., проф., зав.каф. ВБР		
5	Шекк П.В, док.с-г.н., проф., зав.каф. ВБР		

7. Дата видачі завдання 28.10.2019 р.

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№ з/п	Назва етапів магістерської роботи	Термін виконання етапів проекту (роботи)	Оцінка виконання етапу	
			у %	за 4-х бальною шкалою
1	Аналіз наукової літератури з досліджуваної теми. Написання першого розділу магістерської роботи	28.10.19 – 11.11.19		
2	Аналіз методів відбору проб, видів обростань, закономірностей формування їх структури і стадій формування. Написання другого, третього розділів магістерської роботи.	12.11.19 – 24.11.19		
3	Рубіжна атестація	22.11.19		
4	Визначення специфіки субстратів різної фізико-хімічної природи, впливу обростань на функціонування прибережних водних екосистем і трофічної структури угруповань обростання. Написання четвертого та п'ятого розділів магістерської роботи.	25.11.19 – 04.12.19		
5	Написання висновків магістерської роботи. Оформлення магістерської роботи.	05.12.19 – 06.12.19		
6	Перевірка роботи науковим керівником, надання відгуку	07.12.19 – 09.12.19		
7	Перевірка роботи зав. кафедрою			
8	Отримання рецензії			
9	Перевірка роботи на плагіат			
10	Підготовка презентації			
11	Попередній захист роботи на кафедрі			
12	Надання роботи до деканату			
	Інтегральна оцінка виконання етапів календарного плану (як середня по етапам)			

Студент _____ Харчевніков М.І.
(підпис) (прізвище та ініціали)

Керівник роботи _____ Тучковенко О.А.
(підпис) (прізвище та ініціали)

Анотація

ФОРМУВАННЯ ОБРОСТАНЬ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ І ЇХ ВПЛИВ НА ЕКОСИСТЕМУ

Харчевніков М.І., магістр кафедри Водних біоресурсів та аквакультури

Обростаннями, або "перифітоном", називають тварин і рослини, що мешкають в товщі води на живих і мертвих субстратах, піднятих над дном незалежно від їх походження і ступеня рухливості.

До складу обростань входять представники трьох основних функціональних груп: автотрофні організми-продуценти (Algae); гетеротрофні організми-консументи (Protozoa, Rotifera, Vérmes та інші) і організми-редуценти (Bacteria і Mucota).

Тверді субстрати антропогенного походження насамперед збільшують питому площу поверхні придатної для розвитку угруповання обростання, я також численних сховищ для безхребетних і риб. Це суттєво збільшує їх відтворення і сприяє виживанню. Структурно-функціональна організація угруповання обростання, що є ключовим елементом управління станом прибережних екосистем, залежить від обсягу його життєвого простору, що визначається геометрією твердого субстрату.

Метою даної роботи є на основі даних комплексних досліджень, здійснених в рамках Міжнародної Чорноморської екологічної програми, оцінити екологічні аспекти формування обростань морських екосистем. Оцінити причини деградації екосистеми Чорного моря, а також погіршення якості його прибережних вод, основною з яких стала евтрофікація, нафтове і бактеріальне забруднення.

Структура і обсяг роботи. Магістерська робота викладена на 73 сторінках, містить 6 рисунків та графіків, 7 таблиці, 60 літературних джерела.

Ключові слова: обростання, сукцесія, морська екосистема, біоценоз, субстрат, евтрофікація, гідробіонти.

Summary

FORMATION OF THE NORTHWEST PART OF THE BLACK SEA AND THEIR EFFECTS ON THE ECOSYSTEM

**Harchevnikov M.I., Master of the Water bioresources and aquaculture
department**

Outgrowths, or "periphyton", are called animals and plants that inhabit the water column on living and dead substrates raised above the bottom, regardless of their origin and degree of mobility.

The fouling is composed of representatives of three main functional groups: autotrophic producing organisms (Algae); heterotrophic consuming organisms (Protozoa, Rotifera, Vérmes and others) and reducing organisms (Bacteria and Mycota).

Solid substrates of anthropogenic origin, first of all, increase the specific surface area suitable for the development of fouling groups, as well as numerous repositories for invertebrates and fish. This greatly increases their reproduction and promotes survival. Structural and functional organization of the grouping of fouling, which is a key element in the management of the status of coastal ecosystems, depends on the volume of its living space, which is determined by the geometry of the solid substrate.

The purpose of this work is to evaluate the ecological aspects of the formation of marine ecosystems, based on comprehensive research carried out within the framework of the International Black Sea Ecological Program. To evaluate the causes of degradation of the Black Sea ecosystem, as well as the deterioration of the quality of its coastal waters, the main of which was eutrophication, oil and bacterial pollution.

Structure and scope of work. The master's thesis is spread over 73 pages, contains 6 drawings and graphs, 7 tables, 60 literary sources.

Keywords: fouling, succession, marine ecosystem, biocenosis, substrate, eutrophication, hydrobionts.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	7
1 МОРСЬКІ ОБРОСТАННЯ І МЕТОДИ ВІДБОРУ ПРОБ.....	10
1.1 Основні обростателі та екологія їх розподілу.....	11
1.2 Методи відбору проб при вивченні обростань різного типу.....	19
2 КІЛЬКІСНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ ОБРОСТАНЬ.....	23
2.1 Сукцесія обростання і особливості його формування на різних субстратах.....	23
3 СПЕЦИФІКА ЗАСЕЛЕННЯ СУБСТРАТІВ РІЗНОЇ ФІЗИКО - ХІМІЧНОЇ ПРИРОДИ.....	34
3.1 Стадії обростань.....	35
3.2 Екологічні аспекти використання гуми в гідробудівництві.....	37
4 ВПЛИВ ОБРОСТАНЬ НА ФУНКЦІОНУВАННЯ ПРИБЕРЕЖНИХ ЕКОСИСТЕМ.....	43
4.1 Роль обростань у формуванні і функціонуванні прибережної екосистеми моря.....	46
4.2 Планктон.....	47
4.3 Бентос.....	49
4.4 Іхтіофауна.....	52
5 ХАРАКТЕРИСТИКА ТРОФІЧНОЇ СТРУКТУРИ УГРУПУВАННЯ ОБРОСТАНЬ ОДЕСЬКОЇ ЗАТОКИ ЧОРНОГО МОРЯ.....	53
5.1 Характеристика видового складу обростання Одеської затоки північно-західної частини Чорного моря	55
ВИСНОВКИ.....	65
ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ.....	68

ВСТУП

Обростаннями, або "перифітоном", називають тварин і рослини, що мешкають в товщі води на живих і мертвих субстратах, піднятих над дном незалежно від їх походження і ступеня рухливості.

Організмам обростань часто віддається перевага при біологічній індикації якості поверхневих вод. Це обумовлено великою кількістю літературних даних про гарну узгодженість результатів біологічного аналізу перифітону з результатами, отриманими іншими методами, і, в той же час, відносною простотою відбору зразків обростань в порівнянні зі збором інших біоценотичних груп гідробіонтів.

Розмноження перифітонтів відбувається переважно з утворенням вільнорухливих стадій (спори, планктонні личинки), за допомогою яких відбувається їх розселення у водоймах.,

Серед заростів водяних рослин та бентосних водоростей-макрофітів формуються специфічні багатокомпонентні біоценози — зоофітос. До його складу входять бактерії і планктонні безхребетні, зокрема численні комахи — як дорослі, так і у личинковій стадії, молюски. Тут проходять ранні стадії розвитку ікри деяких риб, земноводних, знаходять корм мальки риб, що живляться безхребетними зоофітосу.

Перифітон, завдяки своїй приналежності до субстрату, грає першорядну роль при оцінці якості води і дозволяє судити про її забруднення за певний проміжок часу, що передуює дослідженню. Іншими словами, аналіз перифітона може вказати на погіршення якості води, яке раніше мало місце, не відмічене можливо по одноразовим хімічним або біологічним пробам. Перифітон незамінний при дослідженнях, пов'язаних з оцінкою екологічного стану водних систем, на що неодноразово вказували вчені-гідробіології,

називаючи перифітон виключно відповідним об'єктом для досліджень в області екології.

До складу обростань (перифітона) входять представники трьох основних функціональних груп: автотрофні організми-продуценти (водорості); гетеротрофні організми-консументи (найпростіші, коловертки, хробаки та інші) і організми-редуценти (зооглейні, нитчасті, паличкоподібні, коковидні і інші бактерії і гриби). Причому основу плівок обростання становлять в основному форми мікроскопічні, для яких характерні високий рівень метаболізму, короткі життєві цикли і здатність швидко реагувати на зміну зовнішнього середовища.

Тверді субстрати антропогенного походження насамперед збільшують питому площу поверхні придатної для розвитку угруповання обростання, а також численних сховищ для безхребетних і риб. Це суттєво збільшує їх відтворення і сприяє виживанню. Це стало причиною створення людиною так званих «тучних рифів», які здатні істотно збільшувати інтенсивність фізико-хімічних і біологічних взаємодій на межі розподілу вода – тверда поверхня [1].

Найбільше значення для господарського використання мають такі властивості «штучних рифів»:

- приваблювати риб, забезпечуючи більш ефективний промисел;
- приваблювати і концентрувати не тільки риб а й безхребетних;
- слугувати штучним субстратом для відкладання ікри, прикріплення личинок і іншої молоді;
- слугувати прилистком і схованками для молоді риб і інших тварин, особливо в районах їх штучного вирощування;
- створювати оптимальні умови для утворення стійкого високопродуктивного біоценозу для збереження видів, яким загрожують зміни умов середовища, наприклад замулення дна, задуха і т.п.;

— слугувати біологічними фільтрами для очищення вод від забруднення.

Необхідність розробки методів біологічної меліорації як засобу інтенсифікації процесів природного самоочищення водних екосистем обумовлена порушенням рівноваги в природі внаслідок господарської діяльності людини. Характерним явищем, що має відношення до прісноводних і морських водойм, пов'язаних з антропогенним впливом стала евтрофікація [20] - підвищення біологічної продуктивності водойм в результаті накопичення в воді біогенних елементів [17].

Структурно-функціональна організація угруповання обростання, що є ключовим елементом управління станом прибережних екосистем, залежить від обсягу його життєвого простору, що визначається геометрією твердого субстрату. Таким чином, регулюючи величину питомої поверхні твердого субстрату, можна впливати на якість водного середовища через здатність угруповання прикріплених організмів, що формується на ньому до самоочищення.

Метою даної роботи є на основі даних комплексних досліджень, здійснених в рамках Міжнародної Чорноморської екологічної програми, оцінити екологічні аспекти формування обростань морських екосистем. Оцінити причини деградації екосистеми Чорного моря, а також погіршення якості його прибережних вод, основною з яких стала евтрофікація, нафтове і бактеріальне забруднення [36, 55].

1 МОРСЬКІ ОБРОСТАННЯ І МЕТОДИ ВІДБОРУ ПРОБ

Під обростання загалом розуміють сукупність мікро- і макроорганізмів (в основному прикріплених), які поселяються на поверхні твердих субстратів, які на протязі довгого часу знаходяться у воді. Процес виникнення і розвитку такого угруповання на твердих субстратах як природного так і штучного походження називають обростанням. Розвиток обростань тим сильніший, чим краще біологічні і гідрологічні умови дихання, живлення, розмноження та обрастателів.

До складу біоценозів твердих субстратів, входять як прикріплені (обрастателі), так і рухомі форми, які живуть серед них і знаходять там їжу, прилисток, місце для нересту і т.і.. серед обрастателів найбільш часто зустрічаються двостулкові молюски, веслоногі раки, мошанки, поліхети, асцидії, корали, асцидії, водорості і мікроорганізми. Рухомі форми переважно представлені молюсками, полі хетами, ракоподібними, рибами. (Іллін, 2007)

Біоценози обростань природних і штучних субстратів служать джерелом для розселення організмів для інших об'єктів, які можуть знаходитись на відстані десятків, а то і сотень метрів.

Морські обростання загалом поділяють на два види – прибережні і океанічні (Зевіна, 1994). Океанічні, в свою чергу поділяють на пелагічні і глибоководні (придонні).

Прибережні обростання характеризуються найбільшим видовим різноманіттям і можливістю створювати величезну біомасу кількість якої при сприятливих умовах може досягати 300 кг/м^2 площі твердого субстрату. Цей тип обростань має найбільшу практичну значимість, так як в прибережній зоні зосереджена основна частина субстратів штучного (антропогенного) походження.

Пелагічні обростання характеризуються відносно невеликим біорізноманіттям виключною швидкістю росту обростателів, постійно зростаючою чисельністю плаваючих і фіксованих субстратів, які придатні для заселення організмами.

В останній час, у зв'язку зі зміною екологічної обстановки в морях і океанах і адаптацією організмів до нових умов.

1.1 Основні обростателі та екологія їх розподілу

В угрупованнях обростань твердих субстратів найбільш часто зустрічаються такі групи організмів.(рис. 1.1)

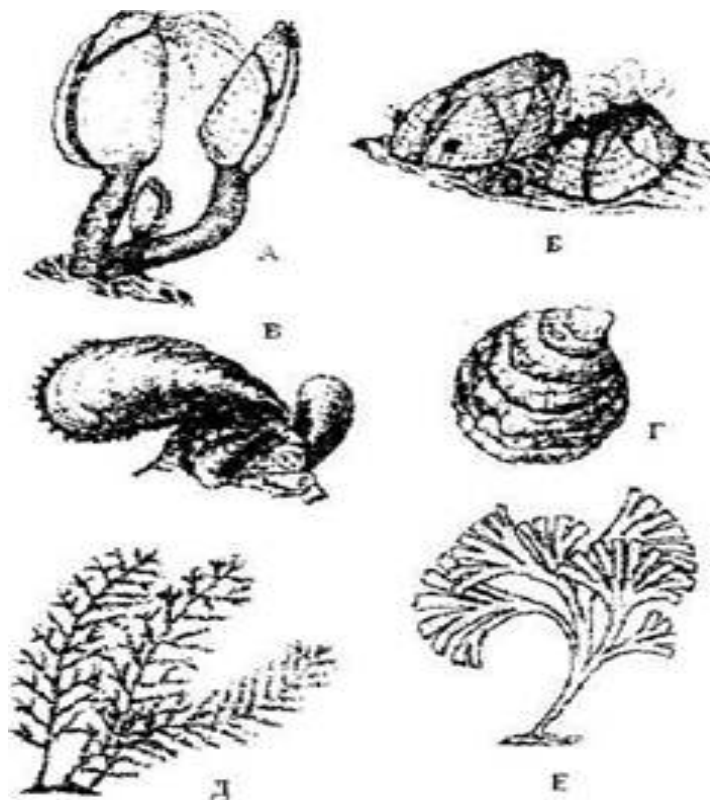


Рисунок 1.1 – Представники морського обростання

А - вусоногі раки роду *Lepas*, Б - вусоногі раки роду *Balanus*, В – устриці (*Ostreidae*), Г – мідія (*Mytilus*) , Д — гідроїди, Е - мошанка.

Бактерії першими заселяють поверхні занурені у воду і зустрічаються скрізь. Особливо велику роль відіграє бактеріальна плівка разом з нижчими водоростями на початку розвитку обростання. Для осідання личинок деяких макрообростателів необхідна наявність первинної плівки. Слизова первинна плівка, що складається з бактерій і водоростей, може накопичувати отрути, іноді вона містить отрути в 103 більше, ніж морська вода. Мікроорганізми можуть використовувати в пищу масляну основу лакофарбових покриттів, руйнувати покриття своїми метаболітами, сприяти виділенню токсинів з основи завдяки зміні активності води пристінкового шару, екранувати токсини покриттів від макрообростателів.[6,27]

Гриби мешкають не тільки в наземному, але і водному середовищі, як в прісних водах, так і в морях і океанах. Серед них є види, які беруть участь в обростанні, а є види і групи видів, що перешкоджають розвитку обростання, - комменсали і паразити таких організмів обростання, як вусоногі раки, устриці, мідії, губки і інші організми. Серед них зустрічаються паразити водоростей і водних рослин (зоостера). Деякі види грибів руйнують дерево самі, а крім того, служать їжею деяким шашелів (лімнорії).

Таким чином, хоча гриби ніколи не є основними і вагомими формами в обростанні, вони відіграють певну, досить різноманітну роль в ньому, як і в інших прісноводних і морських біоценозах.

Водорості завжди зустрічаються в обростаннях як морських, так і прісноводних, за умови достатнього ступеню освітленості. Від кількості світла залежить присутність і видове різноманіття різних груп водоростей. Зазвичай водорості розподіляються досить чітко окресленими поясами на будь-яких твердих предметах. Велика кількість водоростей негативно позначається на обростанні субстратів тваринами, які в тих же районах і на тій же глибині переважають в затінених місцях.

Губки рідко грають домінуючу роль в обростанні антропогенних субстратів в морях і океанах, за винятком деяких старих причалів і молів. У

прісних же водах вони є одними з основних обрастателів, часто зустрічаються на палях, буях, в водоводах.

Кишковопорожнинні дуже часто зустрічаються в обростанні, але біомаса їх рідко буває велика і тому до домінуючих ця група відноситься рідко, якщо виключити рифоутворюючі обростання коралами. Гідроїди ростуть швидко і можуть з'являтися через кілька днів або тижнів після початку заселення субстрату. В цей час біомаса гідроїдів може перевищувати біомасу інших організмів. Вони переважають в морському обростанні в холодних і помірних водах, часто зустрічаються на днищах судів і в водоводах. [7, 54] У тропіках гідроїди рідше беруть участь в обростанні. Коралові поліпи дуже чутливі до забруднення і в гаванях і на судах вони практично не зустрічаються. Тому їх не можна віднести до обростання, що приносить шкоду людині.

Поліхети відіграють значну роль в морському обростанні, особливо сидячі. Вапняні будиночки сидячих поліхет щільно приростають до субстрату, іноді один до одного, і вони можуть утримуватися навіть при швидкому тоці води і штормах. Часто вони живуть в морських водоводах, на палях, буях та інших гідротехнічних спорудах. Однак поліхети рідко є домінуючими формами. Бродячі поліхети, так само, як і інші рухливі хробаки - олігохети, турбеларії, нематоди, зустрічаються серед прикріплених організмів обростання, але відіграють менш важливу роль в порівнянні з ними.

Мошанки часто зустрічаються в якості обрастателів, як в прісних, так і в морських водах. У прісних водах це представники небагатьох родів, що утворюють м'які подушечки або кущики. У морях це в основному вапняні мошанки, інкрустують тонкою вапняною кіркою або гілочками чисті поверхні і нарастають на інші організми обростання. Мошанки рідко дають велику біомасу, але серед морського обростання це одна з найбільш часто зустрічаючихся груп. Число видів антропогенного обростання, більше 300.

Молюски майже завжди зустрічаються як в морському, так і в прісноводному обростанні, але це, перш за все, двостулкові молюски. У цій групі організмів обростання є ті види, які можуть щільно прикріплюватися до субстрату бісусом, такі, наприклад, як мідії, або приростати до нього, як устриці. [27]

Обростання двостулковими молюсками розвивається пізніше розвитку швидкозростаючих обрастателів (водоростей, гідроїдів, мошанок, вусоногих раків). Зазвичай тільки в багаторічному обростанні переважають ці організми. Але тоді утворюється потужне обростання товщиною до 10 см і навіть більше, яке може давати біомасу нерідко до $100 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. Молюски, що прикріплюються бісусом, не витримують дуже сильної течії води і живуть в основному в кормовій частині суд. Приростаючі молюски (деякі устриці) вважають за краще місця з швидким потоком води в природі і можуть населяти носову частину корпусу. Але, як правило, устриці більше, ніж мідії, чутливі до забруднення і тому рідше зустрічаються в обростанні суден.

Ракоподібні завжди зустрічаються в морському обростанні. Одним з основних груп в обростанні є вусоногі раки (*Cirripedia*). Вони з'являються в обростанні через один - два тижні і поступаються, але не завжди, домінуючим становищем молюскам зазвичай не раніше чим через 1 - 2 роки. Особливо велике значення вусоногі раки мають в обростанні судів, так як не змиваються потоком води, і ті види, які зустрічаються в обростаннях, як правило, еврибіонти. Вони тривалий час переносять забруднення, опріснення та інші несприятливі чинники.

Комахи зустрічаються в обростанні тільки в прісних водах і в дуже обмеженій кількості - в солонуватих. Це личинки хірономід, ефемерид, симілід і ручейників. Кількість цих комах може бути великою, але основу обростання найчастіше складають водорості, хоча на затоплених деревах з корою відношення біомаси хірономід до загальній біомаси епіфуани може досягати 99%.

Голкошкірі зустрічаються тільки в морях і океанах на стаціонарних установках в густому обростанні. В основному це морські зірки, рідко представники інших класів цього типу. Голкошкірі регулюють чисельність основних обрастателів і в цій якості навіть можуть бути корисні. Так, морські зірки виїдають двостулкових моллюсків, морські їжаки - водорості.

Покривники (оболочники) часто зустрічаються в солоних водах в обростанні стаціонарних об'єктів, рідше в обростанні суден в морях і океанах. Поодинокі асцидії відіграють певну роль в обростанні, але колоніальні нерідко можуть покривати значні площі на судах, буях, палях і різних підводних спорудах.

Незважаючи на те, що склад обростання варіюється в залежності від умов середовища, розвиток його підпорядковується певним законам. Спочатку завжди утворюється первинна плівка, що складається з бактерій і нижчих водоростей. Розвиток первинної плівки відбувається в 2 етапи: спочатку поселяються бактерії при малій кількості діатомових водоростей, потім формується плівка з діатомових водоростей. Кількість бактерій залежить від кількості живих і мертвих діатомей планктону, продуктами розкладання і метаболітами яких вони харчуються, а також від величини розчиненої органічної речовини (РОР) навколишнього води.

Дослідження показали, що більшість організмів обростання (балянуси, спірорбіси і ін.) віддають перевагу при осіданні поверхні, яка вкрита плівкою. Відносини організмів всередині спільнот обростання надзвичайно складні. В морі в угрупованнях, що складається з 6 видів організмів обростання, було встановлено близько 40 топічних і трофічних зв'язків. У Чорному морі для баянусів були виявлені прямі залежності від мідій, мошанок, гетеротрофних бактерій перифітону, мертвих діатомових і суспензії розчиненої органічної речовини, трансформованої перифітоном, живих діатомових в планктоні, алохтонних вуглеводнів, HCO_3 і CO_2 і зворотні залежності від гетеротрофних бактерій і карбонатів суспензії. Для гідроїдів -

прямі залежності від мертвих діатомових планктону і рН води, температури води і CO_2 і зворотні залежності від розчиненої органічної речовини і CO_2 води.

Наприклад, мідія пригнічується іншими обростателями, гідроїди пригнічують баянусів, губки - баянусів, асцидій, мошанок. Було виявлено також, що на щільних ґрунтах колоніальні види перемагають одиночних в боротьбі за місце в екосистемі обростання.

Крім конкуренції між видами велике значення має хижацтво. Рухливі організми поїдають сидячих і викликають зміну розвитку угруповання обростання. Одними з найбільш небезпечних для обростателів організмів є голожаберні молюски, які зустрічаються в багатьох прибережних океанічних обростаннях. Голкошкірі - морські їжаки і зірки, а також краби нерідко викликають значне спустошення серед прибережного обростання. При цьому в захищених від прибою місцях хижаків і рослиноїдних організмів буває значно більше, і склад обростання може істотно змінюватися. І у відкритому океані, і в прибережних районах завжди можна бачити зграї риб і окремих рибок, які виїдають обростання. [54] Найбільше вони використовують рухливі види, але деякі харчуються і сидячими формами, наприклад дрібними мідіями. Вони не тільки значно зменшують чисельність обростань, але нерідко змінюють і процес сукцесії. У міру старіння угруповання обростання кількість видів зменшується. Індексом стадії розвитку і зрілості угруповання може служити відношення R/V (дихання / біомаса). Однак швидкість зміни індексу знижується в ході сукцесії і через 8 місяців більше не відображає ступеня розвитку обростання.

Перші фази розвитку угруповання обростання контролюються абіотичними чинниками, а останні фази - біотичними. І все ж досягнення клімаксного стану рідко можливо. Найчастіше шторми, діяльність людини, хижаки та інші чинники повністю або частково руйнують обростання, і заселення починається з початкової або проміжної фази.

Боротьба за домінування в обростанні може бути успішною тільки тоді, якщо вид має постійний високий темпом поповнення, здатність заселяти раніше зайнятий субстрат і бути багаторічним, а також мати здатність запобігати подальшому вторгненню і надмірному росту епібіонтів. Зміна одних груп організмів іншими в угрупованнях відбувається, і в кінці розвитку утворюються характерні для клімаксу спільноти, не обов'язково складаються з певних видів, але обов'язково володіють характерними властивостями - багаторічним розвитком, олігоміксністю і здатністю відбивати навали інших організмів обростання. Такими властивостями володіють мідії, устриці, деякі асцидії і губки. Мабуть, до них можна віднести також рифоутворюючі шестипроменеві корали.

Для всіх організмів обростання, в тому числі і усоногих рак, велике значення має експлуатаційний фактор. Судно, багато ходить, має інший склад і кількість обростання, ніж судно, більшу частину часу проводить на стоянці.

Переважає різних видів організмів обростання в біоценозі залежить від наступних основних чинників: 1) екологічних умов; 2) тривалості перебування субстрату в воді; 3) властивостей субстрату; 4) експлуатаційного фактора.

Екологічні умови для основних обрастателів не є ключовими чинниками, так як більшість організмів обростання - еврибіонти. Вони легко переносять значні зміни температури, солоності, забруднення і зустрічаються майже в будь-яких умовах в морях і океанах. Від тривалості перебування у воді субстрату залежить сукцесія обростання. Наближена схема сукцесії виглядає наступним чином:

I. фаза - первинна плівка (бактерії + діатомові водорості + найпростіші), тривалість від декількох днів до 2-3 тижнів;

II. фаза - швидко зростаючі, частіше колоніальні обрастателі (вусоні, гідроїди, мошанки, актинії, поліхети);

III. фаза - повільно зростаючі безхребетні (мідії, устриці, асцидії).

За розподілом обрастателів в морському середовищі грубо можна виділити три області, що відрізняються не тільки по фауні та флорі, але і по біомасі і швидкості розвитку обростання. [6, 54]

У холодноводних областях, куди входять райони Арктики і Антарктики, обростання можуть бути охарактеризовані як найбільш бідні, число видів порівняно невелика. Практичного значення обростання цих районів майже не мають.

Помірна область з бореальним і нотальним районами значно багатшими за кількістю видів тварин і рослин, що зустрічаються в обростаннях. Домінуючі форми обростання мідії, гідроїди, мошанки, асцидії. Сезон осідання і зростання організмів триває 6 - 10 місяців. Біомаса обростання велика - в деяких випадках вона перевищує $100 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ за кілька років розвитку.

Тепловодна область з тропічними і субтропічними районами характеризується величезним числом видів організмів обростання і високим темпом їх зростання. Осідання личинок триває протягом всього року. Домінуючі форми - устриці, асцидії, трубчасті хробаки, мошанки. Найбільш характерні для цих вод корали, але вони не зустрічаються в опріснених і забруднених місцях, тобто там, де обростання є найбільшою перешкодою для діяльності людини. Значення біомаси обростання може бути виключно великими, особливо там, де переважають корали. Але досить часто біомаса обростання виявляється навіть меншою, ніж в бореальних і нотальних районах.

Зрозуміло, в кожній з цих областей існує багато дрібніших підрозділів, пов'язаних як з умовами існування, так і з видовим складом організмів обростання. Але останнє має все менше і менше значення, так як домінантні форми обростання розповсюджуються все ширше в Світовому океані. Особливо своєрідні в даний час обростання Індійського океану, а також

західного узбережжя Південної Америки. Океанічне обростання поширене трохи інакше. Воно більш рівномірне, складається з небагатьох видів, що пов'язано, перш за все, з поверхневими течіями. Крім того, значний вплив на обростання чинять температура і солоність води. Вони повністю відсутні там, де поверхня води більшу частину року покрита льодом. Чим холодніше вода, тим рідше зустрічається океанічне обростання і організми, як правило, дрібніші. В опріснених водах воно зазвичай не зустрічається. Океанічне обростання досягає свого розквіту в тропічних і субтропічних солоних водах.

В цілому поширення океанічного обростання збігається з приблизною схемою поширення прибережного обростання. Відмінність тільки в тому, що одне зустрічається біля берегів, інше - у відкритих водах. Крім того, вся Арктика і найбільш холодна частина Антарктики вільні від океанічного обростання.

1.2 Методі відбору проб при вивченні обростань різного типу

Для характеристики обростань потрібно проводити їх дослідження згідно єдиних методик. При взятті проб проводять облік і просторовий розподіл обростання, а також дають оцінку і складають характеристику твердого субстрату.

Підводний відбір проб дозволяє в краще зібрати і зберегти м'які організми, водорості і більше рухливих мешканців обростання. Але бродячі і слабоприкріплені форми зазвичай не потрапляють в проби або потрапляють в у меншій кількості. Це має негативний вплив при оцінці обростань так, як деякі з них впливають на видовий і кількісний склад живих обростателів і збереження залишків відмерлих. Такі хижаки: плоскі хробаки стилохуси, равлики насси і рапани, краби і креветки, а в тропічних водах і риби – обростоїди (баланофаги, риби-папути). Відбору рухомих форм заважають хвилі і коливання води, які створюють рухи водолазів. Вони вимивають із

зразків істотну частину організмів чим порушують кількісний і якісний склад проби обростання.

Відбір підводних зразків можна проводити як за допомогою водолазів, так і відбирати із човна. Це залежить, насамперед від глибини на якій проводять відбір зразків. В основному для збору проб використовують: 1) мірний сачок – скребок з лезом 10 або 20 см, мішком глибиною 20 або 40 см, розміченою через 5 – 10 см ручкою; 2) скребок «поштова-скринька» [5]; 3) приймач - пробо обробник зі скребком і банкою або мішком – набір Е.М. Лебедева [3, 4] та іншими методами які обирає дослідник. Найкращі характеристики обростання і кількісні отримують, якщо оброслий предмет або його частину ненадовго вилучають з води і досліджують. Зразки морської води з пробами обростання фіксують для подальшого вивчення його кількісного і якісного складу в лабораторних умовах.

Тара для відбору зразків обростання підбирається відповідно до різноманітності обростателів, які мають різну міцність своїх скелетів і «домиків». Організми можна складати і в м'яку тару – полотняні або пластикові мішечки, які потім складають у контейнери з фіксатором. Крихкі організми, які можуть зруйнуватися під час транспортування збирають у банки із скла, пластику, або металу, заповнюючи пустоти м'якими матеріалами. Такі зразки обробляють поки фіксатор не зробив їх крихкими. Також вирішальне значення при зборі проб обростання відіграє їх правильне документування: 1) етикетки; 2) опис у польовому щоденнику; 3) замальовки на бланку-схемі предмету вкритого обростанням (судна, буя і т.ін.); 4) фото фіксація з зазначенням масштабу і місця; 5) відомості про умови обростання (температура води, солоність, глибина і т.п.).

Необхідні біологічні відомості, особливо про донні організми даного району і місце стоянки судна. Добре порівняти обростання штучних і природних твердих субстратів каменів, паль, буїв і т.п. Враховують обростання та інших природних і штучних рухомих і нерухомих предметах.

Зазвичай проби відбирають зі наступних горизонтів: вище 0 глибини; 0-0,05 м; 0,05-0,1 м; 0,1-0,2 м; 0,2-0,5 м; 1,0-2,0 м; 2,5-5 м; глибше - за бажанням і в залежності від освітленості, прибіжних ділянок, прозорості води, орієнтації за вертикаллю і сторонами світу. Проби беруть поза місцями впливу теплих і забруднених стоків, які обстежують окремо. У кожному типовому горизонті достатні дві-три пробні площадки найменшого, типового, і найбільшого обростання. Якщо діаметр масових великих організмів не перевищує 25 мм, а колоній - 50 мм, то розмір майданчиків - 1-2 дм². При наявності великих "плям" - устриць, колоній мошанок (діаметром близько 60 мм) і т.п. - можна збільшити майданчик. Але краще відібрати зразки обростання з великим організмом або колонією і без нього, описавши число і розподіл плям. Це дозволить визначити біомасу, об'єм, мозаїчність різної товщини і інші особливості обростання.

Для вивчення обростання важливі: характер поверхні об'єкта, глибина, освітленість і орієнтування пробних майданчиків до сторін світу, течії, прибою, поверхні води, ґрунту. Якщо субстрат невеликий (пластина, деталь, шматок дерева, камінь, раковина, водорість і т.п.) і може бути взятий з води для опису, фотозйомки і дослідження, тоді обростання зчищають відразу після вилучення з води, щоб швидко переглянути живі організми і законсервувати їх, або, навпаки, субстрат занурюють не менше ніж на 4 доби у фіксатор, а потім видаляють обростання.

Визначають: площу обростання, масу розташування окремих видів і розмірних груп обрастателів. На етикетці пишуть: дату, назву установи і експедиції, водойма, координати і номер станції, відстань від берега і від дна, глибину району, ґрунт, знаряддя збору, з якого підводного предмета зняті епібіонтами, площу зіскобу (по можливості - сира вага). Етикетку пишуть простим олівцем або тушшю, складаючи написом всередину, поміщають вгорі - всередині банки або мішечка зі зразком. Ті ж дані записують в щоденник. За браком часу в тару з зразком кладуть дві етикетки з номером

проби, а всі дані пишуть під цим номером в щоденник.

Зразки фіксують зазвичай 4 % -ним формальдегідом (10 % від продажного 40 % -ного міцного формаліну). Через кілька днів розчин замінюють свіжим. Якщо міцний формалін побілів від пароформаліну, розчин підігрівають до зникнення білизни. Формалін містить домішка мурашиної кислоти і, щоб не розчинити вапняні скелети організмів обростання, її завчасно нейтралізують, кидаючи в міцний формалін мелілі буру. Спирт менш придатний через громіздкість, горючість, випаровуваність, необхідності підтримки міцності 70° у пробі. Іноді, якщо немає формаліну, фіксують спиртом, а пізніше переносять у формалін (не кращий спосіб фіксації). Для обліку змін маси на етикетці необхідно вказувати фіксатор. Тіла організмів містять до 80 % і більше води і в об'ємистих зразках суттєво знижується міцність фіксатора.

2 КІЛЬКІСНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ ОБРОСТАНЬ

Проблема переселення організмів з однієї водойми в інший також має безпосереднє відношення до обростання, його структури та функціональної активності.

Поряд з досить повільними процесами самовільного переселення чужорідних організмів існує реальна можливість інтродукції великої кількості гідробіонтів за дуже короткий час завдяки господарської діяльності людини.

Крім цілеспрямованої акліматизації, яка має місце в разі вирощування риб, водні організми можуть бути завезені випадково в складі обростання корпусів суден, з водяним баластом, іншими способами. В даний час найбільш важливим антропогенним чинником інвазії водних організмів вважається водний транспорт.

При сучасних темпах, масштабах і напрямках вантажопотоків судноплавства всесвітнє поширення чужорідних видів прийняло глобальний характер і навіть отримало промовисту назву «екологіческая рулетка» [58].

2.1 Сукцесія обростання і особливості його формування на різних субстратах

При описі послідовних етапів формування обростання, які визначають суть сукцесії як послідовної безповоротної зміни біоценозів, природних чинників, що виникають на одній і тій же території в результаті впливу, у тому числі внутрішніх сил, в гідробіології традиційно виділяють головним чином якісні зміни, дотримуючись загальної схеми Б. Шири [61].

Згідно з цією схемою, обростання вільної поверхні розпочинається з формування плівки мікроорганізмів, на неї на другій стадії сукцесії осідають ті, що швидко ростуть, а на третій (завершальній) стадії - повільно зростаючі макрообростателі. [9, 23, 34, 37, 41]. Виділялися при цьому по домінуючих видах: гідроїди, мошанки, серпуліди, асцидії, двостулкові молюски і т. д., доводячи загальну кількість етапів до чотирьох і навіть п'яти [9, 37]. Такий підхід ускладнює опис процесів, що відбуваються, і не дозволяє зіставляти, або екстраполювати отримані результати на водойми з іншим складом гідробіонтів.

Повертаючись до теоретичних уявлень Ю. Одума [35], більш універсальним підходом до опису сукцесії є біоенергетичний, коли спрямовані зміни пов'язують із співвідношенням продукції органічної речовини (ОР) і витратами на її розкладання угрупованнями організмів в ході метаболізму (дисиміляція, дихання). У міру накопичення біомаси і органічної речовини (ОР) це співвідношення змінюється і в стійких угрупованнях прагне до одиниці.

Характеризуючи вивченість процесу розвитку обростання на твердих субстратах різної природи, основна увага приділялась найбільш поширеному природному матеріалу - вапняку [180], що утворює біоценоз скель і каменів в прибережній зоні моря, а також бетону, використовуваному для будівництва більшості сучасних гідротехнічних споруд.[26]. Відомості відносно перспектив використання гуми автомобільних покришок суперечливі. З одного боку, відзначається їх високий позитивний ефект у збільшенні продукції донних безхребетних і риб за рахунок поліпшення умов живлення і розмноження. Наприклад, через 2,5 mesi після установки автомобільних покришок на піщаному дні поблизу Нової Зеландії чисельність раків-відлюдників збільшилася в декілька сотень разів, а біомасу риб - в 10-14 разів. Рифи з автомобільних покришок, розміщені на глибині 15-90 м на Атлантичному узбережжі США, на північ від Флориди, сприяли зростанню

продукції риб в 300-1800 разів [29]. У затоках Азовського моря після установки 2,5 тис. автопокришок в 1984- 1985 роках було відмічено збільшення різноманітності риб з 6 до 15 видів, а також їх чисельності, що опинилася в 42 рази вище, ніж на видаленні 2 км від рифа [16, 54]. З іншої сторони, в результаті комплексних гігієнічних досліджень гуми велико- і середньогабаритних автопокришок вони не були рекомендовані для гідротехнічного будівництва внаслідок їх негативного впливу на якість морської води. Такі висновки були зроблені після виявлення у воді цинку і органічних речовин (ксілолу і дієнів) в концентраціях, що перевищують ГДК, а також стимулюючої дії зразків гуми на розвиток мікроорганізмів [39].

Досліди в лабораторних умовах, які проводили на личинках морських креветок, ікри і мальках прісноводних риб, свідчили про те, що в деяких випадках матеріал автопокришок з металокордом може негативно впливати на окремі гідро біонти [40]. Граніт завдяки своїй міцності часто використовується в гідробудівництві як гравієві відсіпання пляжів (для зміцнення берега) або в якості наповнювача бетону. В той же час результати спеціальних досліджень властивостей цього матеріалу як субстрату для співтовариства обростання в доступній літературі виявити не вдалося.

Для вирішення поставленої мети Інститутом морської біології проведені комплексні гідробіологічні дослідження обростання на однаково виготовлених зразках вапняку, бетону, граніту і гуми автомобільних покришок, що експонувалися в морі одночасно і за однакових умов. Про загальні закономірності розвитку обростання на твердих субстратах в межах фотичної зони можна судити за результатами усереднювання даних, отриманих для усіх досліджених матеріалів. Відношення сумарної продукції і деструкції (дихання) угруповання гідро біонтів розглядали в якості міри стійкості обростання (таблиця. 2.1).

На підставі послідовних змін P/R можна виділити три стадії сукцесії обростання : перша - рівноважна початкова, або стадія стійкої

мікроспільноти ($P/R = 0,5-1,3$); друга - автотрофна перехідна ($P/R = 10,3-19,0$); третя - рівноважна завершальна, або стадія стійкого макроспільноти ($P/R = 1,5-5,2$).

Таблиця 2.1. – Динаміка структурно-функціональних показників угруповань обростання твердих штучних субстратів в Одеській затоці. (За даними Інституту морської біології НАНУ).

Експозиція, доб.	Водорості		Безхребетні			P/R
	Загальна маса сухої беззольної речовини	Продукція , P	Загальна маса сухої беззольної речовини	Дихання, R		
	$г \cdot м^{-3}$	$кДж \cdot м^{-2} \cdot доб^{-1}$	$г \cdot м^{-3}$	$кДж \cdot м^{-2} \cdot доб^{-1}$		
7	0,002	0,116	0,116	0,093		1,25
14	0,003	0,138	0,565	0,280		0,49
21	0,004	0,200	0,608	0,333		0,60
28	4,985	39,083	2,575	2,060		18,97
44	64,932	78,636	18,862	6,863		11,51
58	84,153	82,862	26,635	8,056		10,29
98	40,373	58,534	49,551	16,980		3,45
145	13,241	42,631	102,805	28,982		1,47
419			117,607	35,623		
багаторічна	109,116	72,308	1198,001	597,611		0,12

В умовах Чорного моря з урахуванням виду субстрату, віддаленості від берега, глибини і сезону року) тривалість першої стадії - до 1 місяця, друга - 2-4 місяці, третя - більше року. В межах річної сукцесії величина P/R визначається продукційно-деструкційними процесами, які протікають безпосередньо в межах співтовариства обростання. Зі збільшенням об'єму води, що залучається співтовариством прикріплених організмів в процеси життєдіяльності, росте його взаємозв'язок з пелагічними продуцентами. На

першій стадії сукцесії прикріплені до поверхні твердого субстрату мікроводорості і мікрогетеротрофи в рівній мірі створюють умови для формування зрілого угруповання обростань.

На другій стадії відзначається пригнічення мікроводоростей інтенсивно зростаючими макрофітами. З початку цього періоду мікрофітобентос складає менше 0,1 % біомаси і 1 % продукції автотрофів. Перехід розмірної структури безхребетних від мейобентосу до макрозообентосу здійснюється за рахунок вікових стадій одних і тих же організмів і вимагає більшого часу, ніж для розвитку макрофітів.

Встановлено, що доля псевдомейобентосу на усіх субстратах складала більше 50 % загальної кількості організмів [12]. У зв'язку з цим вклад дрібних тварин виявився найбільш істотним на другій стадії розвитку обростання, ніж мікрофітобентосу. Зокрема, їх біомаса складала 4-50 % майже усіх безхребетних, інтенсивність дихання - 3-20 %. На стадії зрілого співтовариства внесок мейобентосу у порівнянні з мікролітами майже однаковий і не перевищує 0,01 % за усіма показниками. Не випадково на другій стадії сукцесії, коли біомаса безхребетних на порядок нижче середнього значення, характерного для зрілого співтовариства, продукція макрофітів не лише досягає свого середнього максимуму, але в деяких випадках, наприклад для субстрату з гуми, навіть перевищує його.

На третій стадії сукцесії відбувається зміна основного джерела первинної продукції, необхідного для існування співтовариства обростання. У цей період більшість безхребетних, що входять в його структуру, виявляються трофічно пов'язаними вже не з макрофітами - раціон фітофагів скорочується, а з тваринами - фільтраторами, наприклад мідією[12].

Із сумарної продукції автотрофів 88,5 % належить фітапланктону і лише 11,5 макробентосу (табл. 2.2).

Беручи до уваги цю особливість розвитку угруповань прикріплених організмів, при визначенні величини P/R для обростання у віці понад рік

обов'язково слід враховувати продукцію і інтенсивність дихання пелагічних організмів у об'ємі води, що фільтрується. Специфічність розвитку обростань на твердих субстратах визначається їх фізико-хімічною природою. Найбільшою мірою вони проявляються впродовж першого місяця експозиції субстратів в морі - на першій стадії сукцесії. Про це свідчать високі значення коефіцієнта варіації досліджених характеристик обростання, що склали в середньому 31 % для водоростей і 43 % для безхребетних (таб. 2.2). (Б.Г. Александров, 2008)

Таблиця 2.2 – Характеристика багаторічного обростання бетонних гідротехнічних споруд і середні значення основних показників функціонування пелагічної екосистеми Одеського узбережжя.

Показник	Одиниці вимірювання	Середні значення	Діапазон мінливості
Біомаса макрофітобентосу, <i>DW</i>	г·м ⁻²	109±15	32-155
Біомаса макрозообентосу, <i>DW</i>	г·м ⁻²	1198±68	882-1603
Продукція макрофітів, <i>P</i>	кДж·м ⁻² ·доб ⁻¹	100±18	13-200
Дихання макрозообентосу, <i>R</i>	кДж·м ⁻² ·доб ⁻¹	478±49	187-769
Об'єм води, яка фільтрувалася	м ³ ·доб ⁻¹	77±15	17-164
Продукція фітопланктону	кДж·м ⁻² ·доб ⁻¹	10,3±0,4	0,03-28,89
Дихання зоопланктону	кДж·м ⁻² ·доб ⁻¹	478±0,01	0,00-0,11
Примітка. <i>DW</i> – суха маса м'яких тканин			

Специфічний вплив субстратів проявляється в найбільш виражено в перший тиждень експозиції. Встановлена залежність чисельності мікрогетеротрофів (бактерій і вищих морських грибів) від рН, а також окислювально-відновного потенціалу Eh. У нормі для морської води Eh складає від +200 до +300 мВ при значеннях рН 7,8-8,5. В умовах проведених

досліджень після тижневої експозиції від'ємні значення E_h свідчать про переважання відновлювальних процесів, коли фаза окислення органічних речовин (ОР) на субстратах практично завершилася. В першу чергу це було характерним для бетону.

Також спостерігався зворотній зв'язок між значеннями E_h і рН водного середовища під впливом досліджуваних матеріалів і загальною чисельністю бактерій. Це свідчить про те, що при повній деструкції органічної речовини (ОР) кількість бактерій, які забезпечують цей процес, істотно знижується і на заміну їм починають розвиватися бактерії з відновлювальними функціями.

Тенденція позитивного зв'язку між цими параметрами середовища і кількістю луголіторальних гетеротрофних бактерій, що ростуть при $pH > 9$, підтверджує такий висновок, оскільки бактерії, гідролізуючи і поновлюючи окремі речовини (сульфати, нітрати, білки, сечовину), не потребують високого вмісту кисню O_2 (умовні анаероби), який споживають мікроорганізмами в процесі деструкції ОР. Гриби заселяли субстрати подібно до бактерій. Підкислення середовища і наявність бактерійної плівки спричиняла на них стимулююча дія [6, 7].

Найбільш біопозитивні властивості для розвитку обростання притаманні вапняку. Упродовж 5 тижнів максимально високі кількісні характеристики обростання відзначалися на вапняку і бетоні, тоді як до завершення терміну експозиції ці характеристики на двох інших субстратах (гума і граніт) різко скоротилися (таблиця. 2.3). Таким чином, бактерії і гриби проявили синхронну чутливість до досліджених матеріалів. Незалежно від часу експозиції їх чисельність зменшувалась на субстратах в наступній послідовності: вапняк, бетон, граніт і гума (рис. 2.1).

Первинне обростання стимулювало заселення субстратів тваринами, що проявили схожу реакцію на досліджувані матеріали. Упродовж першої стадії сукцесії для безхребетних, що осідають, найбільш прийнятним субстратом був вапняк, найменш переважним - гума. Осідання личинок

балянусу на гуму відбувалося з помітною затримкою. Тут вони були виявлені лише до 4-го тижня, тоді як на інших субстратах - вже через 2 тижні [12].

Відмінності між субстратами продовжували зберігатися і після завершення формування первинного співтовариства обростання (бактерійно-водоростевої плівки) на протязі не менше 3 мес від початку їх експозиції в морі до закінчення автотрофної стадії розвитку співтовариства.

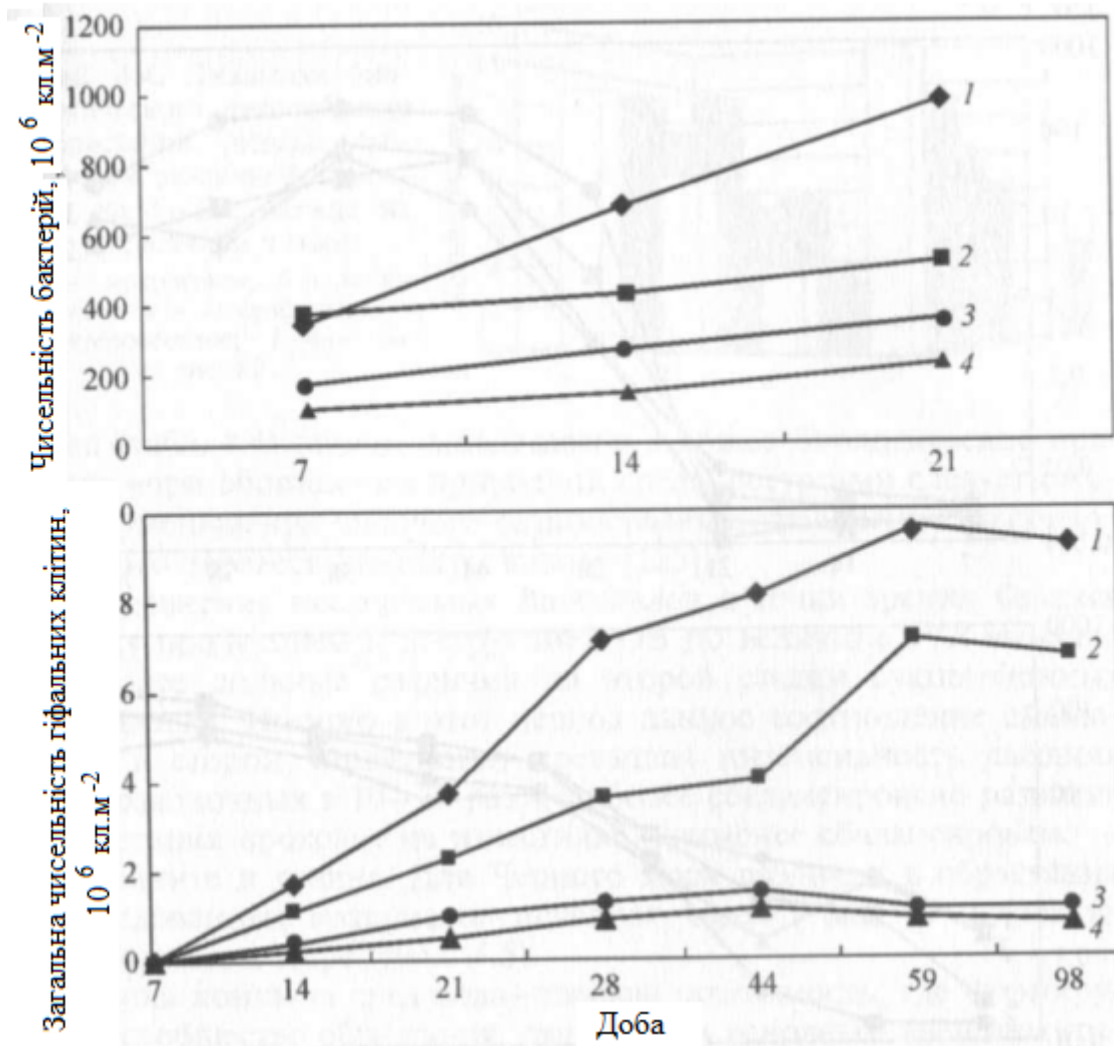
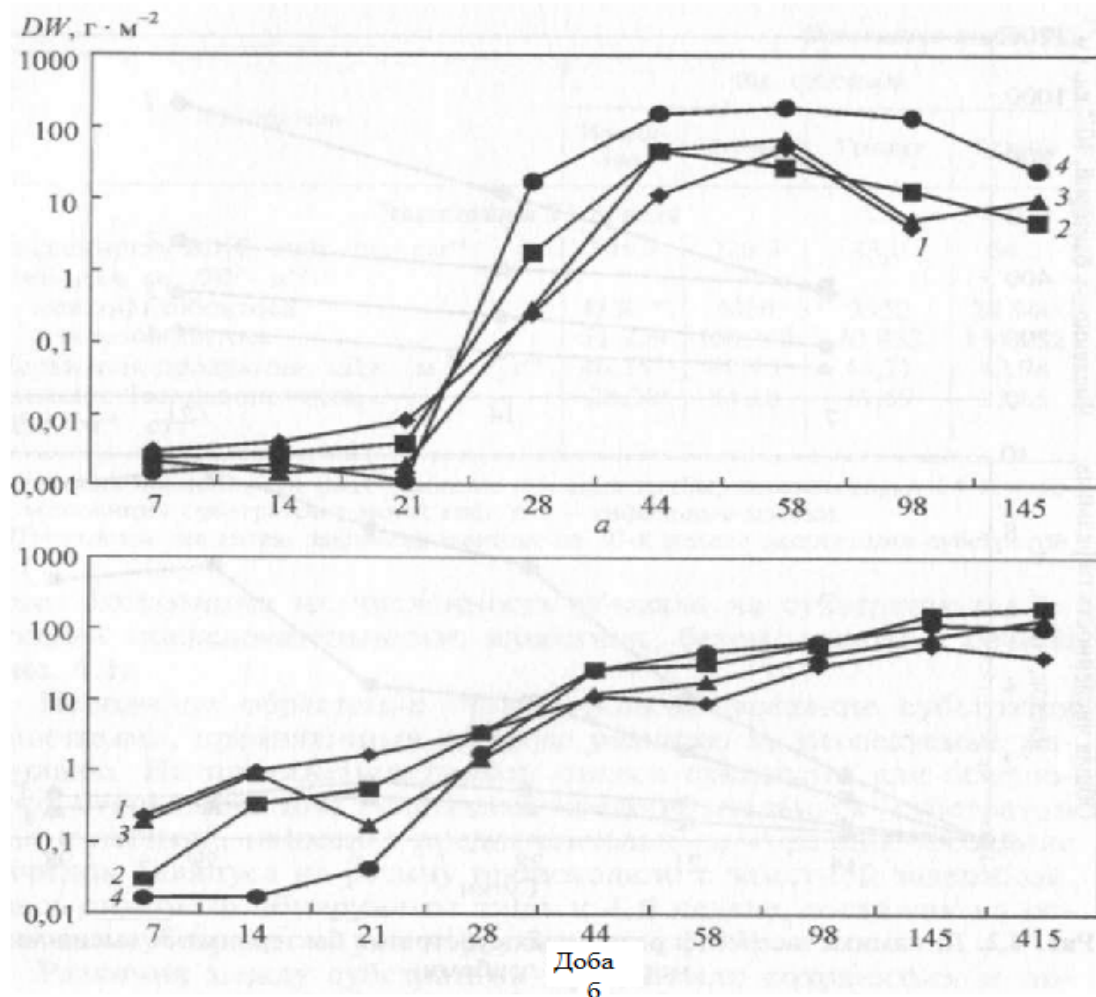


Рисунок 2.1 – Динаміка заселення різних субстратів бактеріями і вищими морськими грибами:

1 – вапняк, 2 – бетон, 3 – граніт, 4 - гума

Важливо відмітити, що реакція багатоклітинних водоростей на досліджені субстрати впродовж другої стадії сукцесії була діаметрально протилежною до тієї, яку проявили бактерії і гриби (рис. 2.2).

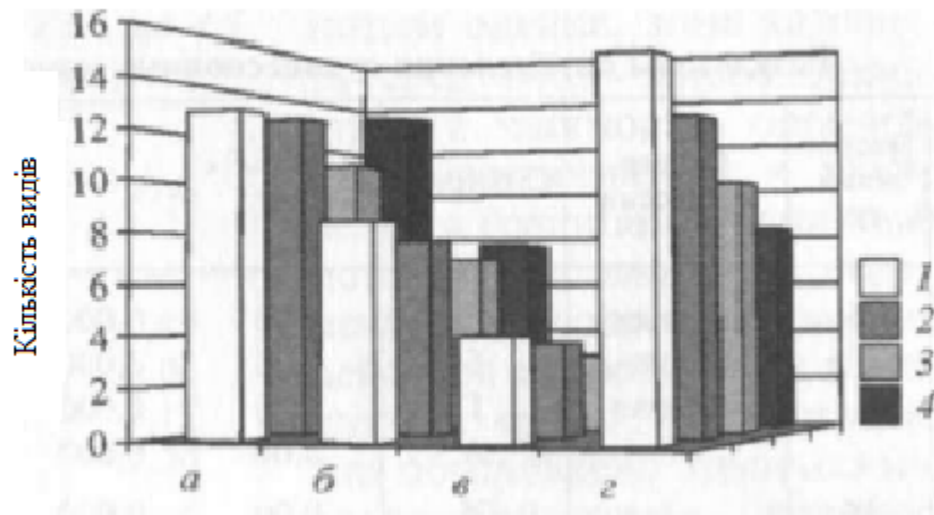
Максимальну стимулюючу дію на розвиток водоростей спричиняла гума. На цьому субстраті інтенсивність функціонування макрофітів в середньому була в 2 рази вище, ніж на інших субстратах. На другій стадії сукцесії обростання (інтенсивного розвитку макрофітів) реакція безхребетних змінюється на протилежну і відповідає розподілу біомаси водоростей макрофітів на досліджених субстратах (рис. 2.2).



1 – вапняк, 2 – бетон, 3 – граніт, 4 - гума

Рисунок 2.2- Динаміка загальної біомаси фітобентосу (а) і зообентосу (в) на різних субстратах.

Поступово, по мірі розвитку співтовариства обростання збільшується біологічна різноманітність видів, що входять до його складу. Всього за період досліджень виявлений 93 організми різної таксономічної приналежності, з них: 31 вид мікрофітобентосу, 12 видів макрзообентосу, 9 таксономічних груп мейобентосу і 31 вид макрзообентосу. Враховуючи відмінності часу формування структури мікро- і макроспівтовариств обростання для порівняння видової різноманітності досліджених матеріалів був вибраний проміжок часу між 1-м і 2-м місяцем експонування субстратів в морі, відповідно до 25, 44 і 60-та доба. Саме для цього періоду було визначено середню кількість видів гідробіонтів, виявлених на кожному з субстратів. Найбільш низька видова різноманітність характерна для граніту, висока - для вапняку (рис. 2.3).



а – мікрофіти, б – мейобентос, в – макрофіти, г – макрзообентос

Рисунок 2.3 – Динаміка біологічного різноманіття обростань твердих субстратів різної природи (1-2 місяці їх експозиції у морі).

1 – вапняк, 2 – бетон, 3 – граніт, 4 – гума

Отриманий результат цілком відповідає загальному біологічному правилу «при збагаченні природного середовища ресурсами слід чекати зменшення видової різноманітності і збільшення кількісної переваги небагатьох видів»[14].

Порівняння досліджуваних матеріалів з точки зору балансу між продукцією і деструкцією ОР за величиною P/R виявило найбільш сильні відмінності на другій стадії сукцесійних змін. Саме у цей період це співвідношення зміщується у бік продукції, перевищуючи інтенсивність дихання безхребетних в 10-30 разів. Найбільш збалансований розвиток обростання проходить на вапняку, найменш збалансоване - на граніті і гумі.

Порівняння досліджуваних матеріалів з точки зору балансу між продукцією і деструкцією ОВ за величиною P/R виявило найбільш сильні відмінності на другій стадії сукцесійних змін. Саме у цей період це співвідношення зміщується у бік продукції, перевищуючи інтенсивність дихання безхребетних в 10-30 разів. Найбільш збалансований розвиток обростання проходить на вапняку, найменш збалансоване - на граніті і гумі.

Сукцесійні перетворення угруповання обростань, особливо на початковій стадії, визначаються великою кількістю факторів на межі середовищ твердий субстрат – вода. На формування товщини ламінарного шару, і як наслідок, умови осідання рослин і тварин впливає шаршавість субстрату. Вона може бути властива і самому субстрату, так і визначатися різними прикріпленими організмами. Основні відмінності між субстратами за даною ознакою помітні лише на протязі перших 10 днів експозиції, далі вони стають невиразними [23].

3 СПЕЦИФІКА ЗАСЕЛЕННЯ СУБСТРАТІВ РІЗНОЇ ФІЗИКО - ХІМІЧНОЇ ПРИРОДИ

Вапняк — тверда речовина природного походження, що відноситься до осадових карбонатних порід, утворених в результаті хімічного і біогенного осадження речовин у водному середовищі. За хімічною структурі він на 95—100 % складається з CaCO_3 . Граніт, що також має природне походження, відноситься до вивержених гірських порід і на 65—78 % складається з діоксиду кремнію SiO_2 [11]. Бетон, або штучний камінь, утворюється в результаті спікання вапняку і глини ($\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$), складових відповідно 75 і 25 % цементу. Основним компонентом бетону, близько 75 % його об'ємної маси, є заповнювач (базальтовий, вапняний або гранітний). Залежно від використовуваного заповнювача вміст вапняку в бетоні вагається від 19 до 90 % його маси. Багато гідротехнічних споруд будують саме з бетону.

В об'єктах дослідження вміст вапняку в бетоні досягав максимально можливої величини, що пояснювало схожість його фізико-хімічної природи з субстратом з вапняку-черепашника. По міцності вапняк, що добувається в Булдинському кар'єрі, приблизно в 2 рази поступається граніту. Міцність вапняку прибережних схилів моря біля берегів Одеси нижче на 2 порядки — не більше 1 МПа [25]. Виходячи з міцності досліджуваних матеріалів і первинних властивостей поверхні фізичне руйнування буде проходити частіше у вапняку, потім бетону і граніту.

Концентрація водневих іонів, що характеризує іонообмінні властивості матеріалів у водному середовищі, спричиняє як пряму, але і непряму дію на метаболізм гідробіонтів. Тоді як розчинність CO_2 при зниженні рН зменшується, і як наслідок зменшується розчинність і доступність мікроелементів, необхідних для багатьох організмів, збільшується. Крім того,

стан поживних речовин, концентрація токсичних метаболітів і нестабільність клітин при екстремальних значеннях рН обмежують здатність більшості організмів виживати за межами нормальних значень рН [30].

3.1 Стадії обростань

Первинне обростання з часом змінює умови існування на твердих субстратах різного походження, отже їх властивості найбільшою мірою проявляються в 1-й тиждень експозиції в морській воді. Ґрунтуючись на результатах проведених експериментів, а також на загальновідомому факті, що рН є індикатором процесів синтезу і руйнування ОР., слід зазначити, що при сильному підлюговуванні води, на бетонному субстраті, можна говорити не лише про повну деструкцію ОР поблизу його поверхні з утворенням мінеральних неорганічних речовин, аж до CO_2 але і отримати 2-3-кратне збільшення первинної продукції на цьому субстраті у порівнянні з іншими в більш тривалий період часу.

На першій стадії сукцесії обростання підкислення води в приповерхневому шарі субстрату стимулює розвиток гетеротрофних представників обростання: бактерій, вищих морських грибів і безхребетних.

Перифітонні мікроорганізми чинять стимулюючий вплив на формування угруповання обростання твердих субстратів [34, 15]. Осідання діатомових водоростей може відбуватися як на чисту поверхні, яка занурена в море, так і на попередньо утворену бактеріальну плівку, проте в останньому випадку інтенсивність осідання значно вище [28].

На другій стадії сукцесії проходить пригнічення мікроводоростей обростань макролітами, що зумовлено дією прижиттєвих виділень багатоклітинних водоростей. Так як до складу виділень деяких слабо або

зовсім не обростаючих макрофітів входять речовини токсичні для мікроводоростей, бактерій і дрібних безхребетних. [27].

Третя стадія сукцесії обростання визначається розвитком виду-едифікатора. Цей період відповідає клімаксовому співтовариству, повністю підпорядкованому екологічному метаболізму домінуючого виду, який максимально зв'язує існування співтовариства твердих субстратів з водним середовищем, зокрема зі змістом зваженої органічної речовини (ЗОР), що становить основу його харчування.

Метаболістичні виділення едифікатора, а саме мідії, з одного боку визначають нову структуру співтовариства обростань - збільшення ролі детритофітів, які вживають перепрацьовану молюсками суспензію у виді фекалій і псевдофекалій. З іншого боку вони обмежують осідання і розвиток супутньої фауни у наслідок екскреції розчинених органічних речовин (РОР) і зниженню концентрації кисню на межі з твердим субстратом, особливо у період нересту. [9]. Це, на сам перед, відноситься до сидячих чи прикріплених до субстрату організмів, які не здатні до переміщення в несприятливих умовах, також відбувається пригнічення розвитку водоростей макролітів. (табл. 2.1, 2.2).

Подібні явища спостерігаються і в Азовському морі, яке має відмінну структуру обростань – а саме відсутністю мідій, як домінуючого виду. Прикріплення водоростей проходить до осідання і розвитку масових форм макрзообентосу: гідроїдів, мошанок, баянусів і інших тварин. Між бентосними водоростями і безхребетними можливі антагоністичні взаємодії. Це обумовлено екзаметаболітами. Наприклад, водорозчинні речовини які виділяє морський анемон *Condylactis gigantea*, затримують проростання спор водоростей і токсичні для розвитку зелених, червоних і бурих водоростей. [46].

3.2 Екологічні аспекти використання гуми в гідробудівництві

Великі масштаби гідротехнічного будівництва в прибережній зоні моря можуть чинити істотний вплив на зміну інтенсивності продукційної-деструкційних процесів. Залежно від конкретних властивостей екосистеми, особливостей матеріалів і самих конструкцій вони можуть здійснювати як позитивний, так і негативний вплив, стати інструментом управління екологічними процесами в прибережній зоні моря [19]. Економічна вигода використання гуми зношених автопокришок - головна причина їх широкого застосування для конструювання штучних рифів в нашій країні і за кордоном [16, 58].

Однак результати гігієнічного вивчення автопокришок свідчать про виділення в воду специфічних хімічних забруднюючих речовин [39]. Результати спостережень, проведених як на лабораторних культурах морських мікроводоростей [59], так і на співтоваристві обростання в природних умовах [60], також наголошують на необхідності вивчення можливого негативного впливу хімічних виділень з автопокришок. У зв'язку з цим, результатами вивчення вплив гуми як твердого субстрату на розвиток обростання, було досліджено вплив на гідробіонтів розчинних сполук, які виділяються нею в воду. Для цього була проведена серія лабораторних експериментів на одноклітинних і багатоклітинних водоростях. Такий вибір об'єктів дослідження пов'язаний з абсотрофним типом харчування рослинних організмів. Розчинені у воді сполуки споживаються водоростями і визначають рівень первинної продукції - початкової ланки трофічних відносин у всій екосистемі.

Для досягнення поставленої мети необхідно вирішити такі завдання:

- визначити кінетику виділення в морське середовище різних хімічних сполук з гуми використаних автопокришок;
- встановити ступінь впливу розчинних виділень гуми на морські організми.

При дослідженні водних екстрактів з гуми, а також способів оцінки токсичності мігруючих з неї сполук були використані нормативні документи, що регламентують вивчення міграції компонентів гуми в воду і в модельне середовища [31]. Оціночними критеріями були допустимі рівні міграції і гранично допустимі концентрації (ГДК) для рибогосподарських водойм. Виходячи з динаміки виділення шкідливих речовин з полімерних матеріалів у водне середовище, зміна рівня міграції більшості з них в часі відбувається відповідно до експоненційної залежності [51]. Модель динаміки цього процесу, що описується рівнянням

$$C(t) = C(0)\exp(-kt) \quad (3.1)$$

де $C(0)$ — вихідна концентрація забруднюючої речовини, яка мігрує в воду за 1-шу добу експозиції гуми в морській воді;

$C(t)$ - концентрація забруднюючої речовини, яка мігрує в воду за t діб від початку експозиції;

k — коефіцієнт рівняння.

Аналіз динаміки концентрацій забруднюючих речовин в приготованих пробах із зразками гуми підтвердив факт виділення в воду деяких речовин вище допустимого рівня. Це формальдегід, β -ксилол, нафтопродукти і іони заліза (табл. 3.1). Не виявлено перевищення ГДК і допустимого рівня міграції для хлороформу, чотири хлористого вуглецю, етанолу, метанолу, бензолу, стиролу, фенолу, оцтової кислоти, оксиду вуглецю, сірковуглецю, нітратів, кремнію, а також для більшості іонів важких металів (марганцю, нікелю, хрому, свинцю, титану, алюмінію, ванадію, вольфраму, молібдену та кадмію). Велике значення має також температура морської води і стан автопокришок (нові-старі).

Таблиця 3.1 – Рівень міграції хімічних речовин з гуми в морську воду

Концентрація, мг·дм-3	Температура експозиції					
	10°C			20°C		
	C(0)	k	C _Σ	C(0)	k	C _Σ
Цинк	0,02±0,01	0,99±0,01	0,21±0,08	0,02±0,01	0,09±0,01	0,24±0,09
Мідь	0,02±0,00	0,08±0,01	0,18±0,09	0,02±0,00	0,09±0,02	0,20±0,05
Нафтопродукти	0,18±0,03	0,56±0,01	3,16±0,27	0,20±0,03	0,06±0,01	3,44±0,18
Формальдегід	0,06±0,01	0,03±0,01	1,82±0,22	0,09±0,01	0,02±0,01	3,83±0,36
Ацетон	0,06±0,01	0,05±0,01	1,7±0,12	0,06±0,01	0,07±0,01	0,88±0,08

Примітка. C(0) — вихідна концентрація забруднюючої речовини за 1-шу добу експозиції гуми в морській воді; k — коефіцієнт рівняння для визначення загальної кількості забруднюючої речовини C_Σ за певний проміжок часу.

Серед досліджених показників продукції водоростей найбільш збалансована відносно варіабельності питомої продукції. Чутливість фітопланктону в порівнянні з макрофітами виявилася менш високою. Максимальний стимулюючий ефект був виявлений у перідінієвої водорості *Exuviaella pusilla* і червоної водорості *Polysiphonia denudata*. Їхня продукція під впливом екстрактів «свіжої» гуми була навіть трохи вищою (рис.3.1).

Відомо, що внаслідок евтрофікації Чорного моря, яке викликає істотне збільшення вмісту розчинних органічних речовин (РОР), склад фітопланктону змінився в бік домінування перідіней, а одним з найбільш масових видів, що викликають «цвітіння» води, стала *Exuviaella cordata* [21].

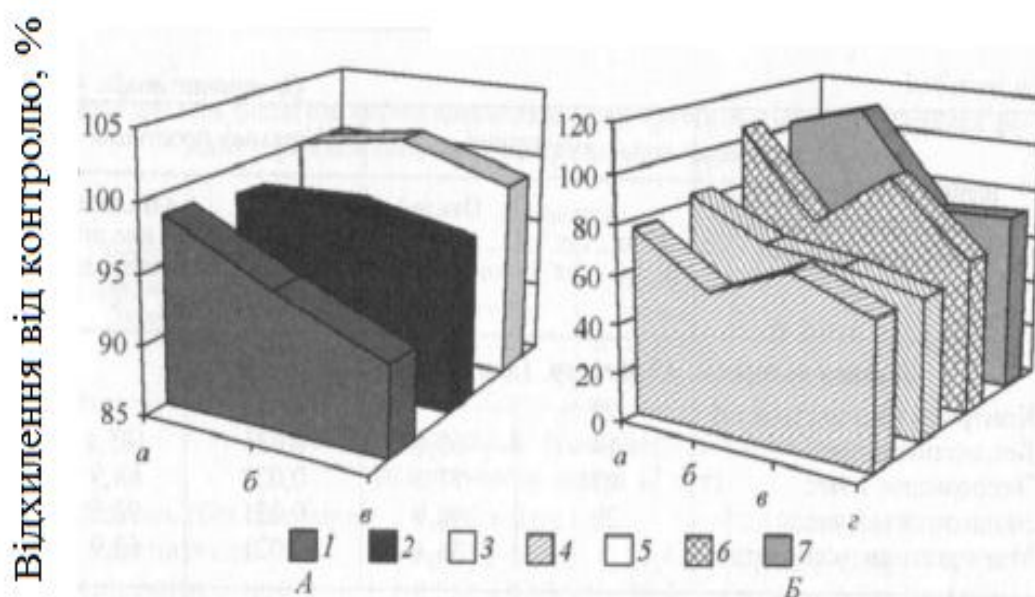


Рисунок 3.1 - Питома продукція водоростей в морській воді, яка містить екстракти гуми з різним строком експозиції у морі:

a — «свіжа» (без експозиції); *б* — одномісячна; *в* — трьохмісячна;

г — «багаторічна»;

1 — *Monochrysis lutheri*; 2 — *Phaeodactylum tricomutum*; 3 — *Exuviaella pusilla*; 4 — *Ulva regida*; 5 — *Polysiphonia sanguima*; 6 — *Ulothrix* sp.; 7 — *Polysiphonia denudata*

Також встановлена здатність червоних водоростей асимілювати полісахариди та інші органічні речовини завдяки особливому набору пігментів [10]. Таким чином, виділення гумою в воду альдегіду мурашиної кислоти (формальдегіду), що є проміжним продуктом синтезу рослинами багатьох органічних речовин [33], пояснює її стимулюючий вплив на розвиток водоростей. У порівнянні з виділеннями «тримісячної» і «багаторічної» гуми продукція *E. pusilla* і *P. denudata* в морській воді, що містить екстракти «свіжої» і «одномісячного» гуми, була в 1,3 і 3,2 рази вище (табл. 3.2).

Таблиця 3.2 – Особливості розвитку фітопланктону і макрофітів на субстраті гуми різного строку експозиції

Субстрат гуми	Продукція, Р мг·доб ⁻¹	Питома продукція, Р\В, ·доб ⁻¹
Діатомова водорість <i>Phaeodactylum tricornutum</i>		
Без експозиції	0,154±0,04	0,195±0,044
Експозиція 1 місяць	0,159±0,03	0,190±0,042
Експозиція 3 місяці	0,149±0,08	0,188±0,051
Золотиста водорість <i>Monochrysis lutheri</i>		
Без експозиції	0,129±0,01	0,175±0,026
Експозиція 1 місяць	0,124±0,02	0,169±0,019
Експозиція 3 місяці	0,116±0,03	0,163±0,014
Пірофітова водорість <i>Exuviaell pusilla</i>		
Без експозиції	0,147	0,150
Експозиція 1 місяць	0,169	0,152
Експозиція 3 місяці	0,135	0,149
Чевона водорість <i>Polisiphonia denudata</i>		
Без експозиції	41±9	0,021±0,003
Експозиція 1 місяць	51±20	0,023±0,010
Експозиція 3 місяці	51±20	0,015±0,005
Червона водорість <i>Polisiphonia sanguinea</i>		
Без експозиції	34±7	0,022±0,003
Експозиція 1 місяць	21±8	0,018±0,041
Експозиція 3 місяці	41±16	0,017±0,004
Зелена водорість <i>Ulva regida</i>		
Без експозиції	38±6	0,026±0,003
Експозиція 1 місяць	28±9	0,019±0,006
Експозиція 3 місяці	38±6	0,024±0,004
Зелена водорість <i>Ulithix sp.</i>		
Без експозиції	14	0,033
Експозиція 1 місяць	17	0,023
Експозиція 3 місяці	20	0,031

Порівняння результатів чутливості водоростей до екстрактів гуми різних термінів експозиції в морі дозволило встановити достовірну відмінність на рівні 95 % -ї значущості впливу «багаторічної» гуми щодо всіх інших.

Достовірних відмінностей впливу на водорості екстрактів «свіжої» гуми, а також з одно- і тримісячної експозицією в морі виявити не вдалося. В середньому для екстрактів «Не вистояної у морі» гуми (від «свіжої» до «тримісячної») відмічено зниження питомої продукції автотрофів на 12%. Це дозволяє зробити висновок про те, що відмінності в обростанні різних субстратів зникають на завершальному етапі другої стадії сукцесії, можна констатувати стимулюючий вплив гуми використаних автопокришок на первинну продукцію водної екосистеми на протязі не менше 5 міс від початку їх занурення в воду.

Це з одного боку, свідчить на користь біопозитивних властивостей цього субстрату, з іншого - Долина враховуватися у випадках їх широкомасштабного застосування. Особливу обережність слід проявляти в евтрофованих акваторіях, оскільки автопокришки можуть стати причиною інтенсивного розвитку водоростей, що призведе до вторинного забруднення внаслідок надмірного накопичення детриту.

4 ВПЛИВ ОБРОСТАНЬ НА ФУНКЦІОНУВАННЯ ПРИБЕРЕЖНИХ ЕКОСИСТЕМ

Прибережна зона будь-якої водойми являє собою область контакту, або граничну поверхню гідросфери, літосфери і атмосфери. Цей граничний шар характеризується максимальною інтенсивністю фізичних, хімічних і біологічних процесів. У граничних шарах всілякі види взаємодій змінюються неоднаково в порівнянні з відкритими водами, формуючи різноманіття умов існування угруповань водних організмів. Тут відзначена і максимальна інтенсивність екологічного метаболізму [47]. Відмічається ефект згущення життя в прибережній зоні водойм, виявляється високе біологічне різноманіття, формування максимальної біомаси і продукції. особлива роль у функціонуванні прибережних угруповань належить обростанням. За наявними оцінками загальна біомаса обростання тільки на штучних субстратах, розташованих в 100-метровій смузі узбережжя морів і океанів, сягає 6,31 млн.т, а кількість видів - 4000 [25]. Як правило, чисельність і біомаса обростання в десятки разів вище, ніж на пухких ґрунтах в бентосі [23]. У Чорному морі середня біомаса обростання твердих субстратів Південного берега Криму в 2,3 рази вище, ніж на пухких ґрунтах [42], а в його північно-західній частині ця різниця досягає більш ніж 400-кратного рівня [26].

Угруповання, що населяють тверді поверхні, концентрують навколо себе планктон [13, 50] і риби [25]. Представники угруповання обростання в силу своїх біологічних особливостей володіють високим потенціалом самоочищення. Один з найважливіших факторів, що визначають морфологічні особливості прикріплених до субстрату організмів, - просторове розміщення екзогенних джерел живлення [2].

У зв'язку з цим для тварин-едифікаторів зрілого угруповання обростання характерна редукція локомоторних систем і розвиток фільтраційного типу харчування. Будучи міцно прикріпленими до субстрату і не здатними до переміщень протягом більшої частини життя, обрастателі мають цілу низку морфо-фізіологічних адаптації для споживання їжі навіть в стоячій воді. У морських екосистемах до таких організмів насамперед належать двостулкові молюски, вусоногі раки і гідроїди [34], в прісних - коловертки і двостулкові молюски [39].

Про високу інтенсивності очищення води від суспензії в процесі харчування обрастателів в літературі є досить багато даних. Наприклад, мінімальні обсяги води, що фільтрується мідіями з 1 м² субстрату за добу, оцінюються в 390-650 м³ [43].

Інтенсивність переробки води молюсками та іншими безхребетними залежить від концентрації і калорійності суспензії, яка в ній міститься [38, 57]. В середньому відносна швидкість фільтрації сейстону мідією і мінястером становить близько 130 % їх сирої маси [48]. Високий потенціал очищення води від сполук азоту та фосфору, що викликають евтрофікацію водойм, мають водорості макрофітів - важливий компонент угруповання обростання.

Морські угруповання донних рослин, за винятком вищої водної рослинності, і тварин відрізняються від прісноводних не тільки видовим складом організмів, але і більш високою біомасою (табл. 4.1), що пов'язано з фізичними умовами існування гідробіонтів.

Зокрема, моря і океани відрізняються від континентальних водойм додатковим енергетичним внеском припливних-явищ. Це обумовлює більш високі швидкості течій, інтенсивне вертикальне перемішування водних мас, донних осадів у прибережній зоні.

Таблиця 4.1 – Порівняльна характеристика максимальної біомаси бентосу (кг·м⁻²) морських (М) і прісноводних (П) водойм

Організми	М	П	За даними
1	2	3	4
Водорості			
<i>Bacillariophyta</i>	1-2	0,01-0,1	[3,4,5,7,55]
Продовження табл. 4.1			
1	2	3	4
<i>Charophyta</i>	10-15	5-15	[3,4,5,7,55]
<i>Chtorophyta</i>	2-3	> 10	[3,4,5,7,55]
<i>Phaeophyta</i>	20	77	[3,4,5,7,55]
Вища водна рослинність			
<i>Ceratophillum</i>	-	4	[3,4,5,7,55]
<i>Charophyta</i>	15-20	15-20	[3,4,5,7,55]
<i>Phragmites</i>	-	14-50	[3,4,5,7,55]
<i>Typha</i>	-	5	[3,4,5,7,55]
<i>Zostera</i>	4-6	-	[3,4,5,7,55]
Безхребетні			
<i>Bivalvia</i>	100-200	20-50	[3,4,5,7,55]
<i>Cirripedia</i>	4-45	-	[3,4,5,7,55]
<i>Gastropoda</i>	2-5	0,3-1	[3,4,5,7,55]
<i>Hydrozoa</i>	10-20	1-2	[3,4,5,7,55]
<i>Insecta, личинки</i>	> 0,01	2-3	[3,4,5,7,55]
<i>Polychaeta (Sedentaria)</i>	10-30	-	[3,4,5,7,55]
<i>Rotifera</i>	-	> 0,01	[3,4,5,7,55]

Як наслідок, біогенні речовини в озерах депонуються в донні накопичення, а в морях активно включаються в біологічні цикли.

4.1 Роль обростань у формуванні і функціонуванні прибережної екосистеми моря

Якість водного середовища в кожен конкретний момент часу є результат динамічної взаємодії розчинених органічних речовин (РОР) і зважених органічних речовин (ЗОР) різного походження природи, а також всіх комплексів організмів, що населяють екосистему, в основу оцінки ролі обростання варто покласти визначення біотичного балансу в прибережній зоні моря. Тільки оцінивши складові балансу - поглинання (раціон), освітлення (продукція) і руйнування (деструкція) органічної речовини структурними компонентами співтовариства гідробіонтів (планктон, бентос і риби), можна встановити здатність екосистеми до самоочищення, граничне навантаження, яку вона може витримати і, нарешті, внесок кожного елемента її структури в процес трансформації речовини та енергії.

Структурним елементом екосистеми на рівні організмів є їх життєві форми (ЖФ) як історично сформований комплекс біологічних, фізіологічних, морфологічних властивостей організму, що обумовлює певну його реакцію на фактори середовища [44]. У структурі екосистеми кожен окрему функцію (автотрофів, рослиноїдних, хижаків і т. п.) виконує життєва форма (ЖФ) не одного якогось певного виду організмів, а сукупність аналогічних ЖФ декількох видів, представлених не лише в таксономічному аспекті різними організмами, але різними фазами онтогенезу.

Характерним прикладом сказаного служить вусоногий рак *B. improvisus*, якого в залежності від стадії онтогенезу дослідники відносять до різних трофічних груп гідробіонтів. На II-IV стадії науплеального розвитку баянус є типовим планктонним організмом з групи еврифагів, його наупліуси V-VI стадій - вже є характерними хижаками, які нападають навіть на мальків і личинок риб. Дорослі форми цього безхребетного ведуть прикріплений спосіб життя і відносяться до групи сестонофагів.

У найбільш широкому сенсі в водоймі можуть бути розглянуті три титтеві форми (ЖФ) - планктон, бентос і риби (нектон), в межах яких виділяються специфічні трофічні групи, що забезпечують трансформацію органічної речовини (ОР) в циклі редуценти-продуценти-консументи-редуценти.

4.2 Планктон

Бактерії - ключовий компонент будь-якої екосистеми. Вони завершують остаточну переробку органічної речовини (ОР) до мінеральних складових, які в змозі використати водорості (автотрофи) для утворення первинної продукції. Це перші живі істоти планети, які поклали початок біогеохімічним циклам, задовго до появи водоростей і тварин. Оскільки субстратом життєдіяльності бактерій служить органічна речовина, а середня швидкість їх розмноження становить менше доби, дані організми, з одного боку, є найбільш надійними індикаторами вмісту у воді органічних речовин, з іншого - є основними компонентами екосистеми, які беруть участь у їх переробці (трансформації).

Аналізуючи функціональну активність бактеріопланктону для прибережної зони моря, слід зазначити, що швидкість повної мінералізації органічної речовини в середньому досягло $15\,981 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{доб}^{-1}$, або $0,8 \text{ г сухої беззольної органічної речовини } \text{ОР} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{доб}^{-1}$.

Розвиток фітопланктону прибережного комплексу характеризувався переважанням діатомових і перідінієвих водоростей, на частку яких припадало 64% сумарної чисельності і 82% біомаси мікрофітов. Середнє значення чисельності та біомаси водоростей в період досліджень склало $1,24 \pm 0,47 \text{ млн.кл.} \cdot \text{дм}^{-3}$ і $1,16 \pm 0,32 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$. Домінуючими видами, що викликали «цвітіння» води, були *Skeletonema costatum*, *Cerataulina bergonii* з діатомових і *Prorocentrum micans* з перідінієвих (за даними Д.В Нестерової). Середнє значення чистої продукції фітопланктону досягло $9020 \pm 3972 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{доб}^{-1}$.

Важливо відзначити, що 74,6% продукції формували дрібні водорості з чисельністю, яка перевищує 3000 мкм³.

Кількісний розвиток зоопланктону досліджуваних акваторій характеризувався низькими значеннями чисельності, в середньому 13000 ± 4000 особ·м⁻³, і біомаси - $77,6 \pm 17,7$ мг ·м⁻³. Основу угруповання обростань складали личинки донних організмів, на частку яких припадало в середньому 45,3 % чисельності та 37,8 % біомаси всіх планктонних безхребетних. При цьому більше 70% меропланктону становили личинки вусоногих раків *B. improvisus* (за даними Л.М. Поліщука). Середня інтенсивність споживання їжі пелагическими безхребетними становила 455 ± 87 Дж·м⁻³·доб⁻¹. Домінуючою трофічної групою були нанофаги, на частку яких припадало 78,7 % раціону всього зоопланктону. Це добре узгоджується з даними про переважання дрібних видів водоростей у складі фітопланктону, які поряд з бактеріями, складають основу харчування нанофагів.

Одночасно з кількісним У зв'язку з тим що проби води для аналізу зваженої органічної речовини відбирали в поверхневому і придонному шарі, усереднення отриманих результатів дозволило отримати надійні дані вмісту сейстону в водної товщі досліджених басейнів.

Процентне співвідношення часток суспензії в виділених фракціях виявилось схожим з незначним переважанням найменшою з розмірних груп: <10 мкм - 42,1%, 10-50 мкм - 36,5%, 50- 105 мкм - 33,8 мкм. Зіставлення отриманих результатів з даними інших дослідників показало істотне переважання ВВВ в прибережній зоні північно-західної частини Чорного моря.

Концентрація зваженої органічної речовини у відкритих районах Чорного моря досягала 1,48-17,9 кДж·м⁻³ [45]. Дані для Одеського узбережжя опинилися на порядок вище, ніж для прибережної зони Болгарії і в 1,6 рази перевищили рівень максимальної концентрації зваженої органічної речовини (ЗОР) біля берегів Криму і Кавказу [49].

4.3 Бентос

Особливістю досліджених акваторій було те, що автотрофний компонент угруповань бентосних організмів переважно входив до складу обростання твердих субстратів. Бентосні організми вивчали на субстратах двох типів - твердих поверхнях природного (камені з понтіческого вапняку), а також штучного (гідротехнічні споруди з бетону) походження, і м'яких ґрунтах (замулений пісок середньої зернистості).

При вивченні макрофітобентосу, на відміну від класичних флористичних досліджень, кількісному обліку підлягали всі водорості, які утворювали істотну біомасу і потрапляли в рамку для збору обростання. Таким чином, поряд з характерними багатоклітинними водоростями в складі співтовариства були також виділені діатомова водорість *Amphypleura sp.* Слизові колонії амфіплеври, висотою до 3 см, мали вигляд гіллястих трубочок, що прикріплюються до твердого субстрату, які неозброєним оком важко було відрізнити від бурої водорості *Ectocarpus confervoides*. Розвиток *Amphypleura sp.* досягав біомаси $250 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. В середньому продукція водоростей в складі макроугруповання складала $100,3 \pm 17,7 \text{ кДж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{доб}^{-1}$. Таким чином, внесок макрофітів в фотосинтез прибережної зони моря склав 43 %. За функціональною активністю ключовими видами були представники відділів червоних і зелених водоростей: *Ceramium elegans*, *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha intestinalis*, *C. rubrum* і *E. linza*, на частку яких припадало 89% продукції макрофітів (табл. 4.2).

Беручи до уваги, що основною функцією безхребетних тварин в екосистемі є споживання і розкладання органічної речовини, в якості ключового критерію при аналізі їх ролі в трансформації речовини та енергії використовувалася інтенсивність споживання їжі, або раціон. Характеризуючи весь комплекс донних безхребетних, що населяють прибережну зону моря за цим критерієм, необхідно підкреслити, що 90%

раціону припадає на частку тварин-сестонофагів, харчування яких здійснюється за рахунок фільтрації води і споживання зваженої органічної речовини.

При цьому, незважаючи на більш інтенсивний розвиток обростання в порівнянні з бентосом пухких ґрунтів, дана тенденція домінування тварин цієї трофічної групи залишається характерною для обох спільнот практично в рівній мірі.

Таблиця 4.2 – Середні показники річної продукції макрофітів прибережної зони Одеської затоки

ВІДДІЛ	ВИД	P	
		кДж·м ⁻² ·доб ⁻¹	% від 1
BACILLARIOPHYTA	<i>Amphypleura</i> sp.	711 ± 556	0,71
CYANOPHYTA	<i>Spirulina tenuissima</i>	337 ± 285	0,34
CHLOROPHYTA	<i>Bryopsis plumosa</i>	3607 ± 1284	3,6
	<i>Cladophora</i> sp.	815 ± 115	0,85
	<i>C. vagabunda</i>	20610 ± 6259	20,49
	<i>Enteromorpha intestinalis</i>	19082 ± 6924	18,07
	<i>E. linza</i>	11435 ± 5015	11,43
	<i>E. prolifera</i>	182 ± 182	0,18
	<i>Urospora penicilliformis</i>	557 ± 372	0,56
RHODOPHYTA	<i>Ceramium elegans</i>	26519 ± 8922	26,45
	<i>C. rubrum</i>	11545 ± 6514	11,52
	<i>Polysiphonia denudata</i>	4861 ± 2374	4,85
Всього		100258 ± 17719	100

Це результат адаптації тварин до утилізації значної кількості органічної речовини, що надходить в прибережну зону в вигляді суспензії з відкритого

моря і від берегових джерел. Зіставлення спільнот обростання і бентосу пухких ґрунтів відносно один одного за абсолютним вкладу в процес переробки і трансформації речовини свідчить про абсолютну перевагу населення твердих субстратів, раціон яких більш ніж в 28 разів вище

Домінантами угруповання обростання прибережної зони Одеської затоки є двостулковий моллюск *Mytilus galloprovincialis* і вусоногий рак *Balanus improvisus*, на частку яких припадає в середньому 81,68 % раціону. У складі безхребетних макробентосу пухких ґрунтів до таких належать двостулкові моллюски *Cerastoderma glaucum* і *Mya arenaria*, раціон яких складає 83,82 %. Специфікою угруповання обростання є особливість розподілу макрофітів, що поселяються переважно на твердих субстратах. До даної трофічної групи належать безхребетні, раціон яких складається з живих водоростей або їх залишків. Це перш за все ізоподи *Sphaeroma pulchellum* і *Idotea baltica*, а також амфіподи *Marinogammarus olivii*. Вони утворюють другу за функціональною значимістю групу безхребетних, які утилізують органічну речовину в прибережній зоні моря. В цілому на частку фітодетритофагів припадає 9 % сумарного раціону безхребетних бентосу. До особливостей спільноти бентосу пухких ґрунтів відноситься переважне розвиток детритофагов, які поряд з сестонофагами являються головними споживачами мертвої органічної речовини. До таких безхребетним відносяться поліхети *Nereis succinea* і *N. diversicolor*, раціон яких складає 72,74 % від загального.

Роль мейобентосу в прибережній зоні моря незначна, якщо оцінювати його внесок щодо участі в переробці органічної речовини. Раціон даної розмірної групи безхребетних не перевищує 0,3 % всього обростання і 7,43 % населення пухких ґрунтів. Частка його біомаси і того менше, відповідно 0,01 і 0,31%. Раціон мейобентосу в складі пухких ґрунтів за абсолютним значенням в 20 разів перевищує 0,4% раціону всіх безхребетних бентосу.

4.4 Іхтіофауна

За період досліджень в прибережній зоні Одеської затоки було виявлено 27 видів риб. Найбільш часто тут зустрічались 3 види бичків: кругляк *Neogobius melanostomus*, рижик *N. Cephalarges* і ратан *N. ratan*, камбала-глоса *Platichthis flesus luscus* і атеріна *Atherina mochon pontica* [55].

Атеріна *Atherina mochon pontica* - це представниця планктонного комплексу іхтіофауни, - найбільш численна і характеризується особливою зв'язком з обростання, де відбувається її розмноження і харчування. На ранніх стадіях розвитку атеріна - типовий планктонофаг, в раціоні якої переважають копеподи і личинки вусоногих раків. Пізніше вона починає харчуватися гарпактікоїдами, личинками двостулкових молюсків, дрібними гастроподами і поліхетами [18, 22]. Серед риб бентичного комплексу домінують *N. melanostomus* і *N. cephalarges*, на частку яких в залежності від сезону припадає відповідно 39-68 і 21-54 % бичків, найчисленніших представників донної іхтіофауни.

Той факт, що кругляк є типовим моллюскоїдом [6], в раціоні якого виявлялося до 85 % біомаси мідій [55], підтверджує прихильність даного виду до угруповання обростання. Помітно збільшені щелепні зуби *N. Melanostomus* служать для відривання і роздавлювання молюсків [8, 52].

Бичок рижик, другий з масових видів придонних риб прибережної зони північно-західної частини Чорного моря, харчується переважно бентосними ракоподібними зі складу співтовариств пухких фунтів і обростання, зокрема, амфіподами [56].

Оцінка ролі іхтіоценозу в трансформації речовини і енергії прибережної зони моря була здійснена на прикладі всіх раніше зазначених найбільш масових видів риб.

5 ХАРАКТЕРИСТИКА ТРОФІЧНОЇ СТРУКТУРИ УГРУПУВАННЯ ОБРОСТАНЬ ОДЕСЬКОЇ ЗАТОКИ ЧОРНОГО МОРЯ

Наявність харчових ресурсів є основним екологічним фактором, від якого залежить життєдіяльність організмів в морському середовищі. Якість, кількість і ступінь доступності їжі визначають способи її добування, що виражаються у відповідних адаптаціях окремих видів (Neiman and Karpinsky, 2013). Трофічні взаємини цих видів зазвичай відносяться до найважливіших біоценотичних зв'язків всередині будь-якого угруповання (Протасов, 2011). Від того, як розподіляються і витрачаються доступні харчові ресурси в співтоваристві, залежить зростання, розвиток і репродукція видів, які входять до його складу (Burkovsky, 2006).

Визначення трофічної структури угруповання обростання і спектрів харчування видів, які в нього входять, а також встановлення основних трофічних зв'язків між ними є дуже важливим для оцінки угруповань обростань.

Прибережне співтовариство обростання, як, втім, і інші біологічні системи, може нормально функціонувати і розвиватися лише за наявності зовнішнього джерела речовини та енергії (Алімов, 2000). Для двостулкового молюска мідії *Mytilus galloprovincialis*, поселення якого на твердому субстраті зазвичай виступають в якості основи угруповання, таким джерелом є навколишнє водне середовище (Александров, 2008). Всі обмінні процеси, включаючи дихання, харчування та виділення, відбуваються в організмі цього молюска за рахунок роботи водо-рухальної системи, за допомогою якої вода, що містить кисень і харчові елементи, прокачується через спеціалізовані органи. Мідія, як і інші мітиліди, трофічно повністю залежить від складу і кількості харчових частинок, що містяться у воді.

Основна частина їжі у вигляді детриту, розчиненої органічної речовини і дрібних планктонних організмів потрапляє з водної товщі. Встановлення шляхів надходження харчового матеріалу і вивчення міжвидової харчової конкуренції дозволяє оцінити вплив організмів один на одного.

Фільтраційна діяльність мідій і інших сестонофагів сприяє залученню харчового матеріалу в угруповання обростань. Первинними продуцентами в тут виступають макро- і мікрофіти, які розвиваються за рахунок своєї фотосинтетичної активності і забезпечують харчові потреби рослинних тварин. Види, що відносяться до трофічної групи детритофагів, споживають різні фракції детриту, що накопичується серед переплетень бісусних ниток двостулкових молюсків. При цьому друзи мідій виступають в ролі седиментаційної пастки, яка щороку збирає і накопичує детрит.

Представники невеликої групи хижаків за чисельністю складають близько 1 %, а за біомасою - менше 0,6 % від загальних показників. У якості консументів в співтоваристві обростання виступають риби, що живуть серед заростей макрофітів. Виявлено центральна роль виду - едифікатору *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 в харчових взаєминах між організмами, що входять до складу угруповання обростання. У співтоваристві обростання найбільші показники чисельністю досягаються представниками сестонофагів і поліфагів (36,6 %), а біомаси - сестонофагів (97,7 %). Індекс одноманітності харчової структури спільноти становить 0,94, що підтверджує значне переважання по біомасі двостулкових молюсків над іншими видами співтовариства обростання.

Процес добування їжі у нерухомих сестонофагів, до яких відносяться мітиліди, відбувається як за допомогою власної фільтраційної активності, так і за рахунок руху водних мас, інтенсивність якого в прибережній зоні моря залежить від конкретної гідрометеорологічної ситуації. У природних водоймах вода постійно знаходиться в русі, що сприяє як приток їжі і кисню до прикріплених видів, так і відведення продуктів їх метаболізму.

У співтоваристві обростання мідії є дуже важливими організмами-дифікатори тому, що в процесі росту і розвитку вони модифікують характерні властивості твердого субстрату. В результаті їх діяльності в співтоваристві обростання створюються сприятливі умови для проживання більш дрібних організмів (Commito and Rusignuolo, 2000). Мідії, розвиваючись на твердому субстраті, перетворюють середовище, підвищуючи рівень його гетерогенності і збільшуючи різноманітність доступних місць існування. Таке зростання екологічної різноманітності зазвичай тягне за собою збільшення видового багатства угруповання обростання.

Крім того, мідії, будучи потужними біофільтраторами, забезпечують транспорт харчового матеріалу з навколишнього водного середовища, створюючи сприятливі трофічні умови для інших організмів угруповання обростання (Frechette et al, 1989; Gutierrez et al., 2003). В результаті відносини між видом-едифікатором і пов'язаними з ним організмами в значній мірі відбиваються на особливостях трофічної структури угруповання обростання (Ragnarsson and Raffaelli, 1999; Cummings et al., 2001).

5.1 Характеристика видового складу обростання Одеської затоки північно-західної частини Чорного моря

В результаті проведених досліджень в складі угруповання обростання Одеської затоки виявлено 10 видів макрофітів, що відносяться до відділів Chlorophyta, Rhodophyta і Phaeophyta, які відносяться до групи первинних продуцентів спільноти. Цим макрофітам характерний сезонний цикл розвитку. У теплий період року в співтоваристві обростання найбільші значення біомаси були притаманні таким видам зелених водоростей як *Ulva intestinalis* L., 1753, *Cladophora laetivirens* (Dillwyn) Kutz, 1843, *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Agardh, 1823.

Серед червоних водоростей в цей час найбільш поширеними були *Ceramium rubrum* Auct. Rrauss, 1846, *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb., 1819, *Lomentaria clavellosa* (Turn.) Gail., 1863 а серед бурих - *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngb., 1819 і *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link., 1833 . у холодний період року серед червоних водоростей домінували *Porphyra leucostica* Thur, 1863 а серед зелених - *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch., 1874. Причому кожен з цих видів макрофітів утворює масові скупчення на певній глибині, що пов'язано з особливостями проникнення сонячних променів в товщу морської води (Bolshakov and Bolshakov, 2010). *U. intestinalis* і *U. penicilliformis* воліють прикріплюватися біля самої поверхні води, утворюючи на субстраті горизонтальну смугу шириною близько 0,5 м. Трохи глибше розвиваються *B. plumosa*. Самою тіньовитривалою із зелених водоростей є *C. laetivirens*.

Червоні і бурі водорості часто прикріплюються до раковин мідій, які, в свою чергу, міцно закріплюються на субстраті з допомогою численних бісусних ниток. Таломі цих макрофітів в умовах прибережного угруповання обростання зазвичай в тій чи іншій мірі покриваються епіфітними мікроводоростями (Номова, 2009). Крім того, ці мікроепіфіти, провідна роль серед яких належить діатомовим водоростям, покривають всі доступні їм поверхні, включаючи раковини двостулкових молюсків, а також вільні ділянки субстрату (Rachinska and Polchenko, 2001).

У складі прибережного угруповання обростання Одеської затоки також виявлено 57 видів безхребетних, що належать до 13 таксонів. За способом живлення види, що мешкають в співтоваристві обростання, належать до п'яти трофічних груп: сестонофагів, детритофагів, фітофагів, хижаків і поліфагів. При цьому в групу поліфагів входило найбільше в процентному відношенні число видів. Більш ніж в два рази менше видів було в групах сестонофагів, детритофагів і фітофагів. Найменш численною за кількістю видів була трофічна група хижаків (рис. 5.1).

Серед виявлених безхребетних в кількісному відношенні переважали мідії, чисельність яких в окремих випадках перевищувала $10\,320$ осіб. м^{-2} , а біомаса - $7\,035$ г· м^{-2} . Мідія, як домінуючий вид прибережного угруповання обростання грає найважливішу роль в системі трофічних зв'язків між організмами, що входять до його складу (Railkin, 2008) .

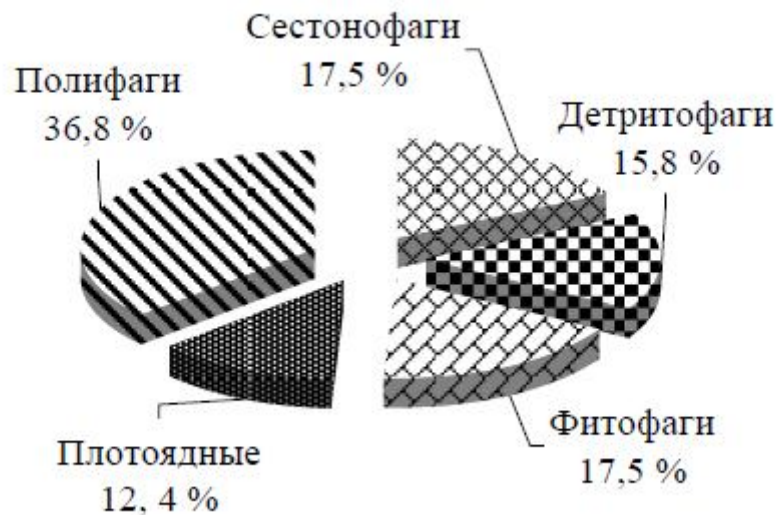


Рисунок 5.1 - Співвідношення трофічних груп організмів в угрупованні обростань в Одеській затоці ПЗЧМ.

Серед виявлених безхребетних в кількісному відношенні переважали мідії, чисельність яких в окремих випадках перевищувала $10\,320$ осіб. м^{-2} , а біомаса - $7\,035$ г· м^{-2} . Мідія, як домінуючий вид прибережного угруповання обростання грає найважливішу роль в системі трофічних зв'язків між організмами, що входять до його складу (Railkin, 2008) . Насамперед все це пов'язано зі способом харчування цих нерухомих сейстонофагів, який складається в залученні харчових частинок ззовні за рахунок інтенсивної фільтрації навколишньої морської води. Таким чином, основна частина харчових ресурсів надходить до спільноти обростання в результаті

фотосинтетичної діяльності макрофітів, а також за рахунок фільтраційної активності двостулкових молюсків.

До складу їжі *M. galloprovincialis* крім частинок детриту і розчиненої органічної речовини зазвичай входять ті планктонні мікроводорості, які найбільш масово представлені в навколишніх водах (Zaika et al., 1990). Залежно від сезону року в чорноморському фітопланктоні переважають діатомові, перидінієві, золотисті і зелені водорості. Також до складу харчової грудки мідій часто входять бактерії, інфузорії і. Крім того, в травній системі чорноморських мідій зустрічаються личинки двостулкових і червононогих молюсків, а також наупліальні стадії веслоногих ракоподібних.

До інших представників сестонофагів угруповання обростання відносяться двостулковий молюск *Mytilaster lineatus* (Gmelin, тисячі сімсот дев'яносто один) і вусоногі рак *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854). За способом харчування мітилястер, так само як і мідія, є активним фільтратором. Однак за своїми розмірами він на порядок менше домінуючого виду і відповідно в спектр його харчування входять більш дрібні харчові частки, ніж ті, які споживає мідія. Молодь мітилястерів зазвичай активно осідає серед друз мідій, віддаючи перевагу саме цьому субстрату. Під покровом більших молюсків молоді мітилястер знаходять для себе сприятливі умови для протистояння гідродинамічного впливу водних мас (Zaika et al., 1990).

Личинки *A. improvisus* зазвичай масово осідають на тверді субстрати, які підходять для їх подальшого розвитку. В умовах угруповання обростання, основу якого складають щільні поселення мідій, личинки вусоногих ракоподібних змушені осідати безпосередньо на зовнішню поверхню раковин молюсків. Відбувається це тому, що мідії в поселеннях групуються в друзи, в яких всі молюски розташовуються таким чином, щоб їх сифони були спрямовані в бік навколишнього водної товщі. Прикріплюються мідії до

субстрату за допомогою своїх бісусних ниток, в результаті чого передні частини їх раковин щільно прилягають одна до одної.

Таке розташування будиночків *A. improvisus* на поверхні раковин мідій обумовлено особливостями їх способу харчування, який складається в активному вихоплюванні харчових частинок з навколишнього водного середовища за допомогою махаючих рухів спеціалізованого мисливського апарату. При цьому ракоподібні використовують мікроциркуляцію води, яка створюється мідіями в процесі фільтрації. Розміри балянусу можна порівняти з розмірами мітилястерів, тобто він також поступається мідії на порядок. Скоріш за все мідія відноситься індиферентно до присутності цих двох сестонофагів в своєму найближчому оточенні, так як вони не в змозі скласти для неї значиму трофічну конкуренцію (Заїка та інш., 1990).

Таким чином, ці сестонофагів, значно поступаються за своїми розмірами домінуючому виду спільноти, грають другорядну роль в залученні харчових ресурсів ззовні, вони лише добре пристосовані до уловлювання їжі з потоків морської води, які створюються потужними фільтраційними апаратами мідій. Цю ж роль виконують тимчасові мешканці спільноти, зокрема, деякі двостулкові молюски, в звичайних умовах живуть на піщаному дні. Такі види як *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789), *Anadara cornea* (Reeve, 1844), *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Abra segmentum* (Recluz, 1843) і *Lentidium mediterraneum* (OG Costa, 1830) спочатку потрапляють в співтовариство обростання з планктону у вигляді личинок, потім проходять процес метаморфози і починають рости, інтенсивно фільтруючи навколишнє морську воду. Однак, досягнувши розміру декількох міліметрів, ці молюски, не знайшовши в співтоваристві обростання звичних для себе умов проживання, відриваються від субстрату і, позбавлені такої можливості, падають на дно і гинуть.

Решта організми знаходять собі їжу всередині угруповання. У зв'язку з присутністю поселень макро- і мікрофітов на твердому субстраті в

співтоваристві обростання добре розвинена трофічна група фітофагів. При цьому фітофільні види ракоподібних із загону Amphipoda, такі як *Amphithoe ramondi* (Audouin, 1826), *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813) і *Hyale pontica* (Rathke, 1847), проявляють деяку вибірковість щодо харчових об'єктів. Так, у *A. vaillanti* близько половини становлять бурі водорості, а у *D. spinosa* – зелені, а *H. pontica* надає перевагу дрібним епіфітним водоростям, що мешкають на макрофітах (Greze, 1973).

У трофічну групу фітофагів також входять дрібні черевоногі молюски, які масово представлені в співтоваристві обростання. Представники *Gastropoda* харчуються мікрообростанням з одноклітинних водоростей, якими зазвичай вкриті макроліти. Харчова конкуренція між ними незначна завдяки різниці в розмірах.

У співтоваристві обростання також присутня трофічна група детритофагів, представники якої зазвичай не відчують нестачі в їжі. Це зумовлено тим, що щільні поселення мідій на твердому субстраті грають роль своєрідної седиментаційною пастки, в якій накопичується різний харчовий матеріал. Так, частки детриту, що містяться в морській воді і не потрапили в фільтраційний апарат двостулкових молюсків, осідають серед сплетінь бісусних ниток. Там же осідає частина фекалій і псевдофекалій молюсків, а також останки мікроводоростей і дрібних безхребетних. Ці запаси живильного детриту, на якому розвиваються бактерії і інфузорії, є важливим харчовим ресурсом для безхребетних детритофагів. Ним харчуються детритоїдні ракоподібні із загону Amphipoda, такі як *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815), *Microdeutopus gryllotalpa* (Costa, 1853), *Crassikorophium bonelli* (Milne Edwards, 1830).

До детритофагів також відносяться дрібні поліхети, що мешкають в співтоваристві обростання. *Polydora cornuta* (Bosc, 1802), досягає довжини 8 мм, живе в трубках, які будує з різних дрібних частинок і обривків водоростей. Трубки мають численні отвори, які дозволяють хробакам

знаходити їжу, не залишаючи притулку. Харчуються ці поліхети детритом, який збирають з поверхні субстрату. При цьому розмір харчових частинок не перевищує 0,03-0,05 мм (Kiseleva, 2004). Інший вид поліхет - *Fabricia sabella* (Ehrenberg, 1837), довжиною не більше 3 мм, також живе в трубках, які будує з дрібних піщинок, скріплених слизовим секретом. Харчується вона дрібними частинками детриту, але не збираючи його з поверхні субстрату, а вилучаючи його шляхом осадження з навколишнього водного середовища (Kiseleva, 2004).

До трофічної групи детритофагів також відносяться личинки хірономід *Thalassomyia frauenfeldi* (Schiner, 1856) і *Halocladius vitripennis* (Meigen, 1818), які харчуються матеріалом, що накопичується серед переплетень бісусних ниток мідій.

До трофічної групи поліфагів відносяться безхребетні зі змішаним типом харчування, які споживають як рослинну, так і тваринну їжу, включаючи тканини загиблих організмів. Ракоподібні із загону Isopoda - *Idotea balthica* (Pallas, 1772) і *Lekanesphaera monodi* (Arcangeli, 1934) - ведуть активний спосіб життя, маючи досить широкий спектр харчування (Hmeleva, 1973; Makkaveeva, 1979). Перший вид - *I. baltica*, що досягає довжини 18 мм, має ротовий апарат гризучого типу, за допомогою якого легко подрібнює шматки макрофітів. Також ці ракоподібні нападають на ослаблених і гинучи тварин, включаючи і особин свого виду. Крім того, вони є активними споживачами фекалій і псевдофекалій мідій (Hmeleva, 1973). Інший вид ізопод - *L. monodi*, майже в три рази поступається за розміром *I. baltica* і досягає довжини лише 6-8 мм, в пошуках їжі віддає перевагу повільному повзанню по субстрату. Харчується *S. pulchellum*, зіскрібаючи мікроводорості з поверхні макрофітів і інших субстратів, а також нападаючи на ослаблених дрібних ракоподібних і поліхети (Kusakin, 1979). До цієї ж групи належать представники Amphipoda з сімейства Gammaridae, такі як *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931), *Melita*

palmata (Montagu, 1804) (Greze, 1973). Перший з цих видів - *E. olivii* - являє собою практично всеїдну форму. Хоча в складі його їжі основними компонентами є макрофіти і детрит, він може у великій кількості споживати також і мікроводорості (Greze, 1973). Два інші види амфіпод - *G. aequicauda* і *M. palmata* - споживають у їжу як напівзгнилі останки макрофітів, так і мікроводорості, в основному, діатомові, і частки детриту і останки загиблих безхребетних (Greze, 1973).

До трофічної групи поліфагів, найбільш поширений в співтоваристві обростання голландський крабик *Rhithropanopeus harrisi* (Maitland, 1874). Зазвичай він веде щодо малорухливий спосіб життя, ховаючись між раковинами мідій. При цьому *R. harrisi* може складати свої пластинчасті максили таким чином, щоб їх численні щетинки, переплітаючись між собою, формували своєрідне сито, через яке фільтруються різні харчові частки. Крім того, ці ракоподібні харчуються як обривками макрофітів, діатомових водоростей, так і дрібними ізоподами, амфіподами, поліхетами, а також молоддю молюсків. Іноді серед особин цього виду спостерігається канібалізм (Makarov, 2004).

Інший представник поліфагів - кам'яна креветка *Palaemon elegans* (Rathke 1837), довжина якої в умовах угруповання обростання не перевищує 45 мм, значно більш рухлива. Вона активно пересувається серед макрофітів, відщипуючи клешнями м'які частини їх таломів і нападаючи на дрібних поліхет і личинки хірономід. Крім того, креветки часто споживають шматочки тканин загиблих тварин. Інший вид креветок - *Athanas nitescens* (Leach, 1814), за розміром на порядок менше, ніж *P. elegans*, і харчується відповідно дрібнішими об'єктами, такими як діатомові водорості, остракоди, кліщі та нематоди (Makarov, 2004). Крім того, поліфагами є три види еррантних поліхет - *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards, 1834) і *Nereis zonata* (Malmgren, 1867), які в співтоваристві обростання Одеської затоки отримали масовий розвиток.

Організми, які споживають переважно продукти рослинного походження, складають трофічну групу хижаків. До числа хижих поліхет угруповання обростання відносяться п'ять видів. Перший з них - *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767) досягає довжини 40 мм. Він активно пересувається уздовж субстрату, нападаючи на амфіпод, поліхет, гарпактикоїд і дрібних гастропод. Другий вид - *H. reticulata* (Claparede, 1870) трохи менше за розміром (довжина до 30 мм). Він також дуже рухливий і нападає на більш дрібну здобич. В спектр його харчування входять молодь ізопод, амфіпод і поліхети, а також остракоди, кліщі та олігохети (Kiseleva, 2004). Третій вид поліхет - *Genetyllis tuberculata* (Bobretzky, 1868) досягає довжини 35 мм. В спектр його харчування входять дрібні безхребетні, яйця червононогих молюсків і поліхет, а також загиблі тварини. Четвертий, найбільш великий вид - *Mysta picta* (Quatrefages, 1866), довжина тіла якого досягає 60 мм, активно полює на більш дрібних поліхет та інших хробаків. П'ятий, найбільш дрібний вид поліхет (довжина не перевищує 2-3 мм) - *Salvatoria clavata* (Claparede, 1863) - також є хижаком, хоча використовує інші способи добування їжі. Молоді представники цього виду поїдають бактеріальну плівку, яка покриває субстрат, діатомові водорості, а також різних інфузорій. До трофічної групи хижаків також відносяться такі малорухливі тварини як гідроїдний поліп *Obelia longissima* (Pallas, 1766) і актинія *Diadumene lineata* (Verrill, 1869). Вони добувають їжу за допомогою чутливих щупалець, забезпечених жалкими капсулами, активно захоплюючи копепод, гарпактикоїд, остракод і інших дрібних безхребетних (Kovtun et al., 2012).

В співтоваристві обростання Одеської затоки найчисленнішою за кількістю входять до неї видів є трофічна група поліфагів. Однак за кількісними показниками першість в співтоваристві обростання належить сестонофагам. В першу чергу це стосується мідії, відносна біомаса якої на два порядки перевищує відповідні показники всіх інших сестонофагів порівнянні з поліфагами (табл.5,1).

Незважаючи на те, що біомаса черевоногих молюсків, ракоподібних і поліхет, що входять в інші трофічні групи, в порівнянні з двостулковими молюсками незначна, ці дрібні тварини, що досягають значної чисельності і дають високу питому продукцію, грають важливу роль в процесах обміну речовини і енергії в співтоваристві (Makkaveeva, 1976).

Таблиця 5.1- Відносна кількісна характеристика трофічних груп угруповання обростання Одеської затоки

Трофические группы	Относительная численность, %	Относительная биомасса, %
Сестонофаги	36,6	97,70
Детритофаги	16,5	0,01
Фітофаги	9,3	0,11
Хижаки	1,1	0,57
Поліфаги	36,5	1,614

Як видно з вищевикладеного, найефективніші трофічні зв'язки всередині угруповання обростання Одеської затоки існують між фітофагами і фотосинтезуючими макро- і мікрофітами. Крім того, постійне надходження в співтовариство частинок детриту забезпечує розвиток трофічної групи детритофагів.

Індекс одноманітності харчової структури угруповання обростання Одеської затоки Чорного моря близький до одиниці (0,94). Це обумовлено значним перевищенням біомаси сестонофагів над відповідними показниками інших трофічних груп угруповання обростань.

ВИСНОВКИ

Структурно-функціональна організація угруповання обростання, що є ключовим елементом управління станом прибережних екосистем, залежить від обсягу його життєвого простору, що визначається геометрією твердого субстрату.

Тверді субстрати антропогенного походження насамперед збільшують питому площу поверхні придатної для розвитку угруповання обростання, а також численних сховищ для безхребетних і риб.

До складу обростань (періфітону) входять представники трьох основних функціональних груп: автотрофні організми-продуценти (водорості); гетеротрофні організми-консументи (найпростіші, коловертки, хробаки та інші) і організми-редуценти (зооглейні, нитчасті, паличкоподібні, коковидні і інші бактерії і гриби).

Прибережні обростання характеризуються найбільшим видовим різноманіттям і можливістю створювати величезну біомасу кількість якої при сприятливих умовах може досягати 300 кг/м^2 площі твердого субстрату. Цей тип обростань має найбільшу практичну значимість, так як в прибережній зоні зосереджена основна частина субстратів штучного (антропогенного) походження.

Пелагічні обростання характеризуються відносно невеликим біорізноманіттям виключною швидкістю росту обростателів, постійно зростаючою чисельністю плаваючих і фіксованих субстратів, які придатні для заселення організмами.

Переважаання різних видів організмів обростання в біоценозі залежить від наступних основних чинників: 1) екологічних умов; 2) тривалості перебування субстрату в воді; 3) властивостей субстрату; 4) експлуатаційного фактора. Обростання вільної поверхні розпочинається з

формування плівки мікроорганізмів, на неї на другій стадії сукцесії осідають ті, що швидко ростуть, а на третій (завершальній) стадії - повільно зростаючі макрообрастателі.

Специфічність розвитку обростань на твердих субстратах визначається їх фізико-хімічною природою. Нами були розглянуті такі тверді субстрати штучного походження, як 1 – вапняк, 2 – бетон, 3 – граніт, 4 - гума

Найбільшою мірою вони проявляються впродовж першого місяця експозиції субстратів в морі - на першій стадії сукцесії. Про це свідчать високі значення коефіцієнта варіації досліджених характеристик обростання, що склали в середньому 31 % для водоростей і 43 % для безхребетних.

Найбільш біопозитивні властивості для розвитку обростання притаманні вапняку. Незалежно від часу експозиції їх чисельність зменшувалась на субстратах в наступній послідовності: вапняк, бетон, граніт і гума.

Великі масштаби гідротехнічного будівництва в прибережній зоні моря можуть чинити істотний вплив на зміну інтенсивності продукційної-деструкційних процесів. Залежно від конкретних властивостей екосистеми, особливостей матеріалів і самих конструкцій вони можуть здійснювати як позитивний, так і негативний вплив, стати інструментом управління екологічними процесами в прибережній зоні моря. Економічна вигода використання гуми зношених автопокришок - головна причина їх широкого застосування для конструювання штучних рифів в нашій країні і за кордоном.

Однак результати гігієнічного вивчення автопокришок свідчать про виділення в воду специфічних хімічних забруднюючих речовин. Результати спостережень, проведених як на лабораторних культурах морських мікроводоростей, так і на співтоваристві обростання в природних умовах, також наголошують на необхідності вивчення можливого негативного впливу хімічних виділень з гуми і недоцільності її використання для створення штучних рифів.

Організми, що входять до складу угруповання обростання Одеської затоки, тісно пов'язані між собою трофічними зв'язками. Основна частина харчового матеріалу надходить в співтовариство з водної товщі. Цьому значною мірою сприяє активна система фільтрації діяльність мідій і інших організмів сестонофагів. Макро- і мікрофітів, що відносяться до первинних продуцентів спільноти, розвиваються за рахунок своєї фотосинтетичної активності і забезпечують харчовим матеріалом рослиноїдних тварин.

Численні детритофаги споживають різні фракції детриту, що накопичується серед переплетень біссуслих ниток мідій. Полифаги харчуються як рослинної, так і тваринною їжею. Невелика група хижаків знаходить своїх жертв серед дрібних безхребетних. Як консументов в співтоваристві обростання Одеської затоки Чорного моря виступають риби, що живуть серед заростей макрофітів. Вид - едіфікатор *Mytilus galloprovincialis* грає центральну роль в харчових взаєминах між організмами, що входять до складу угруповання обростання. Найбільшою відносною чисельності в співтоваристві обростання досягають представники сестонофагів і полифагів (36,6 %), а біомаси - сестонофагів (97,7 %).

Індекс одноманітності харчової структури угруповання обростання Одеської затоки Чорного моря становить 0,94, що підтверджує значне переважання по біомасі двостулкових молюсків над іншими видами співтовариства.

Найбільш придатними і екологічними для обростань є такі субстрати 1 – вапняк, 2 – бетон, 3 – граніт.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Айзатулин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов КМ. Океан, активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометеиздат, 1979- — 192 с.
2. Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук, думка, 1986. — 423 с.
3. Александров Б.Г. Возможности и перспективы использования сообщества обрастания твердых искусственных субстратов для мелиорации прибрежных морских акваторий // Тр. Междунар. симп. «Управление и охрана побережий северо-западного Причерноморья» (Одесса, 30 сент.—6 окт. 1996). - Одесса, 1996. - С. 8.
4. Александров Б.Г. Влияние берегозащитных сооружений на качество морской среды и состояние морской экосистемы // Тр. Междунар. симп. «Управление и охрана побережий северо-западного Причерноморья» (Одесса, 30 сент.—6 окт. 1996). — Одесса, 1996. — С. 9.
5. Александров Б.Г. Калорийность беспозвоночных Черного моря. 1. Зоопланктон и мейобентос // Экология моря. — 2001. — 55. — С. 5—10.
6. Александров Б.Г., Теплинская Н.Г., Андриенко А.А. Формирование обрастания на твердых субстратах различной природы // Экологические проблемы городов, рекреационных зон и природоохранных территорий. — Одесса: ОЦНТЭИ, 2000. - С. 93-100.
7. Александров Б.Г., Теплинская Н.Г., Андриенко А.А. Роль микроорганизмов в формировании морского обрастания твердых субстратов различной природы // Вісн. Одес. нац. ун-ту. — 2001. — 6, вип. «Біологія». —С. 3-7.
8. Богачек Т.А. Данные по функциональной морфологии черноморских бычков (сем. Gobiidae) / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса 1958. - 22 с.
9. . Брайко ВД. Обрастание в Черном море. — Киев: Наук, думка 1985. -

- 123 с.
10. Виноградова К.Л. Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1977. — Т. 3. — С. 192—250.
 11. Войткевич Г.В., Кокин А.В., Мирошников А.Е., Прохоров В.Г. Справочник по геохимии. — М.: Недра, 1990. — 480 с.
 12. Воробьева Л. В. Особенности распределения зоопланктона в зонах трансформации вод Дуная и Днестра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса, 1970. — 21 с.
 13. Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кунин Б.Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология. — 1982. — 22, вып. 2. - С. 321-324.
 14. Гиляров А.М. Популяционная экология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. - 191 с.
 15. Горбенко Ю.А. Биология организмов обрастания. Микроорганизмы // Биологические основы борьбы с обрастанием. — Киев: Наук, думка, 1973. - С. 27-47.
 16. Гроут Г.Г., Мирошников В.С. Особенности экологии гидробионтов на искусственном рифе объемного типа в Азовском море // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. — М., 1990. — С. 94—98.
 17. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев: Гл. ред. Молдав. Сов. энцикл. — 1990. — 408 с.
 18. Дука Л.А. Питание и пищевые взаимоотношения личинок и молоди рыб некоторых экологических группировок в биоценозе цистозеры. Сообщение 1 // Биология моря, Киев. — 1973. — Вып. 25. — С. 57—66.
 19. Зайцев Ю.П. Искусственные рифы — инструмент управления экологическими процессами в прибрежной зоне моря // Тр. Всесоюз. конф. «Искусственные рифы для рыбного хозяйства». — М., 1987. — С. 3—5.
 20. Зайцев Ю.П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря

- у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. — 1992. — 28, № 4. - С. 3-18.
21. Зайцев Ю.П., Гаркавая Г.П., Нестерова Д.А., Полищук Л.Н, Цокур А.Г. Современное состояние экосистемы северо-западной части Черного моря // Современное состояние экосистемы Черного моря. — М.: Наука, 1987. - С. 216-230.
 22. Замбриборщ Ф.С Рыбы низовьев рек и приморских водоемов северо-западной части Черного моря и условия их существования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Одесса, 1965. — 32 с.
 23. Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. - 216 с.
 24. Зелинский И.П., Корженевский Б.А., Черкез Е.А. и др. Оползни северо-западного побережья Черного моря и их изучение. — Киев: Наук, думка, 1993. - 227 с.
 25. Зенкевич Л.А. Избранные труды. — М.: Наука, 1977. — Т. 2: Биология океана. — 244 с.
 26. Каминская Л.Д., Алексеев Р.П., Иванова Е.В., Синегуб НА. Донная фауна прибрежной зоны Одесского залива и прилежащих районов в условиях гидростроительства // Биология моря, Киев. — 1977. — Вып. 43. — С. 54—64.
 27. Кучерова З.С Биология организмов обрастания. Диатомовые водоросли // Биологические основы борьбы с обрастанием. — Киев: Наук, думка, 1973. - С. 47 - 71 .
 28. Кучерова З.С, Горбенко Ю.А. Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Тр. Севастоп. биол. станции, 1963. — 16. - С. 443-446.
 29. Лебедев В.Л. Граничные поверхности в океане. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. - 192 с.
 30. Ленгуорси Т. Жизнь микроорганизмов при экстремальных значениях

- pH // Жизнь микробов в экстремальных условиях. — М.: Мир, 1981. — С 322-364.
31. Методические указания по санитарно-химическому исследованию резин и изделий из них, предназначенных для контакта с пищевыми ресурсами / № 4077-86. - М.: Минздрав СССР, 1986. - 92 с.
 - 32.264. Мецлер Д. Биохимия. Химические реакции в живой клетке. — М.: Мир, 1980. - Т. 2. - 606 с.
 33. Морское обрастание и борьба с ним. — М.: Воен. изд-во Минобороны СССР, 1957. - 502 с.
 34. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.
 35. Орлова /., Дерезюк Н., Костильов Е., Танасюк О., Александров Б., Зайцев Ю.П. Біологія // Стан довкілля Чорного моря: Нац. доп. України.
 36. Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. — Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. - С. 44-59.
 37. Печень-Финенко Г.А. Эколого-физиологические закономерности фильтрационного питания черноморских мидий // Журн. общ. биологии. — 1988. - 49, № 5. - С. 679-688.
 38. Прокопов В.А., Миронец Н.В., Мактаз Э.Д. и др. Гигиеническое изучение возможности использования изношенных автопокрышек для строительства морского берегозащитного волнолома // Гигиена и санитария. — 1988.- 14с.
 39. Пупышев В.А., Рождественская В.И. Воздействие материала автопокрышек с металлокордом, применяемых для строительства искусственных рифов, на некоторых пресноводных рыб и креветок в аквариальном эксперименте // Тр. Всесоюз. конф. «Искусственные рифы для рыбного хозяйства» (Москва, 2 - 4 дек. 1987). - М., 1987. - С. 53.

40. Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. — СПб.: Изд-во С.-Петербург, ун-та, 1998. — 271 с.
41. Ревков Н.К., Колесникова Е.А., Валовая Н.А. и др. Бентос прибрежной зоны южного берега Крыма (Балаклава — м. Айя): состав и состояние // Гидробиол. журн. - 2000. - 36, № 4. - С. 3-10.
42. Рудякова Н.А. Обрастание в северо-западной части Тихого океана. - М.: Наука, 1981. - 68 с.
43. Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. — М.: Наука, 1973. - 168 с.
44. Сорокин Ю.И. Черное море. — М.: Наука, 1982. — 217 с.
45. Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана природы. — М.: Наука, 1990. - 288 с.
46. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. — Киев: Наук, думка, 1971. — 252 с.
47. Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. — М.: Наука, 1987. - 176 с.
48. Черноусос С.Я., Денисов В.И., Слепцов Ю.Г. Исследования взвешенного вещества и бентоса на акваполигонах черноморского шельфа // Эколого-географические проблемы Северного Кавказа и Нижнего Дона. — М., 1990. - С. 62 - 71.
49. Шадрин Н.В. Тенденции изменения планктона после создания искусственных рифов // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. — М., 1990. - С. 154-159.
50. Шефтель В.О. Гигиена и токсикология пластмасс, применяемых в водоснабжении. — Киев: Здоров'я, 1981. — 152 с.
51. Янковский Б.А. Некоторые особенности строения органов пищеварения азовско-черноморских бычков и связь их с питанием // Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно-биологический

режим водоемов

52. Украины. — Киев: Наук, думка, 1970. — Т. 1. — С. 77—79.
53. Яновский Э.Г., Гроут Г.Г. Искусственные рифы в Обиточном заливе Азовского моря // Искусственные рифы для рыбного хозяйства. — М., 1990. - С. 86-93.
54. Alexandrov B.G, Zaitsev Yu.P. Black Sea biodiversity in eutrophication conditions // Conservation of the Biological Diversity as a Prerequisite for Sustainable Development in the Black Sea Region. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. - P. 221-234.
55. Banarescu P. Pisces — Osteichthyes (Pesti ganoizisi ososi) // Fauna RPR. - Bucuresti: Edit. Acad. RPR, 1964. - 962 p.
56. Bayne B.L., Hawkins A.J.S., Navarro E., Iglesias LP. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1989. - 55. - P. 47-54.
57. Carlton J. T., Geller J. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // Science. — 1993. — 261. — P. 78—82.
58. Collins K.J., Jensen A.C., Albert S. A review of waste tyre utilization in the marine environment // Chemistry & Ecol. — 1995. — 10. — P. 205—216.
59. Collins K.J., Jensen A.C., Mallinson J.J. et al. Environmental impact assessment of a scrap tyre reef // Proc. 7th Int. Conf. Artificial Reefs and related Aquatic Habitats — 7CARAH (San Remo, Italy 7-11 Oct. 1999)/ Eds by R Relini, G. Ferrara, E. Massaro. — Genoa: SIBM, 1999. — P. 356—363.
60. Crisp D.J. Overview of research on marine invertebrate larvae, 1940—1980 // Marine biodeterioration: an interdisciplinary study. — Annapolis, Maryland: Naval Inst. Press, 1984. - P. 103-126.