И.Н. Ильин

ЭКОЛОГИЯ ОКЕАНИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ В ПЕЛАГИАЛИ

УДК 577.473
ББК
И

Ильин И.Н. Экология океанического обрастания в пелагиали. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 242 с.

В монографии обобщаются и анализируются собственные и литературные данные по экологии океанического обрастания в пелагиали. Работа основана, главным образом, на материалах автора, впервые начавшего экспериментальные исследования сообществ океанического обрастания. Впервые дается обоснованное представление о закономерностях их формирования и развития. Анализированы абиотические, биотические и антропогенные факторы среды, лимитирующие организмы океанического обрастания. Данные формализованы средствами концептуального и математического моделирования. Впервые показано важнейшее теоретическое и практическое значение океанического обрастания. Книга рассчитана на экологов, гидробиологов, биоокеанологов, природопользователей, преподавателей и студентов вузов.

Рецензенты: доктор биологических наук, профессор *А.А. Нейман,*
доктор биологических наук *Е.П. Турпаева*

Научный редактор: доктор биологических наук,
профессор *В.Д. Ильичев*

ISBN 978-5-87317-509-3

© Ильин И.Н., текст, иллюстрации, 2008
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2008.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 5
ГЛАВА 1. МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКИ И ОБЪЕКТЫ 8
ИССЛЕДОВАНИЙ ОКЕАНИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ 8
1.1. Особенности методологии 8
1.2. Методики получения и обработки материала 12
1.3. Объекты исследований 26
1.4. Резюме 39
ГЛАВА 2. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ,
ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ 42
2.1. Субстрат 43
2.2. Температура воды 53
2.3. Соленость воды 56
2.4. Содержание в воде растворенного кислорода 58
2.5. Освещенность 58
2.6. Глубина 60
2.7. Динамика вод 68
2.8. Географический фактор 79
2.9. Временной фактор 90
2.10. Резюме 111
ГЛАВА 3. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ,
ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ 115
3.1. Внутривидовые отношения 125
3.2. Межвидовые отношения 132
3.3. Взаимодействие сообществ обрастания 151
3.4. Резюме 161
ГЛАВА 4. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ,
ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ ... 164
4.1. Некоторые особенности антропогенеза
в Мировом океане 164
4.2. Взаимодействие антропогенных субстратов
с обрастанием 165
4.3. Резюме 168
ГЛАВА 5. ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ
ОКЕАНИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ 169
5.1. Экологическое обоснование проектирования
и эксплуатации гидротехнических объектов 169

5.2. Марикультура Lepadidae 176
5.3. Биоиндикация вод 180
5.4. Резюме 188
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 190
ЛИТЕРАТУРА 195
Summary 236

ГЛАВА 1
МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКИ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ОКЕАНИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ

1.1. Особенности методологии

Незначительность, фрагментарность или полное отсутствие данных о многих сторонах возникновения и развития океанического обрастания, незнание его важнейших закономерностей обусловили многообразие и неполноту методик его изучения. Отсутствие его методологического обоснования, чрезвычайная разнохарактерность исследований океанического обрастания до сих пор проявляются в применении многочисленных методик, иногда различных даже у одного автора. Нередко они вообще не приводятся в публикациях. Отметим также, что весьма часто в них отсутствует видовая идентификация организмов обрастания.

Методологически выделяются три основные группы объектов, на которых исследуют океаническое обрастание.

Первая группа — дрейфующие, то есть мало подвижные по отношению к воде, объекты. При этом практически всегда отсутствуют сведения о месте и возможном начале обрастания на них. Количество опубликованных материалов об обрастании дрейфующих организмов и других объектов весьма значительно. Методики их исследований достаточно разработаны [Савилов, 1956а, б; Синицин, Резниченко, 1981; Зевина, 1994 и др.]. Соответственно удалось получить данные о некоторых сторонах развития океанического обрастания. Но многие закономерности и лимитирующие его факторы среды (например, хорологические) принципиально невозможно исследовать с помощью изучения рассматриваемых объектов. Обычно могут быть известны лишь фрагментарные показатели некоторых из этих факторов. Обрастание этих объектов может быть прибрежным, океаническим, часто смешанного типа.

Вторая группа — активно передвигающиеся объекты, то есть подвергающиеся суммарному воздействию собственного движения и естественной циркуляции вод. Сведения об обрастании

этих субстратов во многом столь же некорректны, как и сведения о дрейфующих объектах. Почти всегда отсутствуют данные о подавляющем большинстве факторов среды.

Весьма значительно количество публикаций, в которых приводятся сведения об организмах океанического обрастания на передвигающихся судах. Но в этих данных часто не указан вид организмов, методики исследований различны, нередко несопоставимы по многим показателям. Нечасто приводимые показатели лишь некоторых абиотических факторов (обычно, соленость и температура воды, скорость судна) почти всегда не могут быть сопоставимы с местом и/или временем появления и развития океанического обрастания. Очень большую неопределенность вносят особенности поверхности судов: из различных материалов, ржавых, окрашенных противообрастательными и/или антикоррозийными покрытиями, защищенных от обрастания иными способами и др. Часто эти поверхности не описаны или сведения о них малоинформативны Влияние прибрежных сообществ и сообществ других субстратов на океаническое обрастание судов обычно не рассматривается или некорректно упрощается.

Из-за отсутствия данных о многих важнейших экологических факторах исследования океанического обрастания на судах малопродуктивны. Даже частичный его анализ, как правило, весьма затруднен. Это, кстати, относится и к данным по экспонированию экспериментальных поверхностей на подводной части судов.

Отметим также, что обрастание активно двигающихся объектов во многом иное, нежели дрейфующих или фиксированных. Правда, некоторые закономерности океанического обрастания выявлены и при изучении судов. Но оно может быть лишь дополнением к основным исследованиям.

Возможности изучения океанического обрастания на активно двигающихся организмах (китообразные, черепахи и др.) имеют много общего с исследованиями судов. Получаемые при этом данные имеют еще большую неопределенность. Так, остаются неизвестными время и место оседания обрастателей, характеристики почти всех функционально важных факторов среды.

Обрастание судов — смешанного или прибрежного типов, нередко океаническое. Обрастание подвижных организмов — часто океаническое.

Третья группа — фиксированные объекты. Вблизи них динамика вод обусловлена естественной их циркуляцией. Синхронно с изучением обрастания на них практически возможно получение данных обо всех функционально важных для него факторах среды в любые моменты экспонирования субстратов.

Казалось бы, наилучшие возможности для такого рода исследований могут представить стационарные сооружения типа платформ для разведки и добычи полезных ископаемых. Однако изучение на них океанического обрастания малопродуктивно, в частности, из-за подавляющего (как правило) воздействия бентосных сообществ прибрежья или мелководья. Особенности эксплуатации таких сооружений еще больше затрудняют рассматриваемые исследования. Подобные попытки изучения океанического обрастания на некоторых других стационарных или фиксированных объектах (например, у борта судна стоящего на якоре [Ильин, 1983а]) обычно также не давали корректных результатов.

Закономерности возникновения и развития океанического обрастания могут быть всесторонне изучены только на фиксированных вдали от прибрежья и мелководья объектах при комплексном сопоставлении всех необходимых данных. Наиболее исчерпывающие возможности такого рода исследований представляют полигоны якорных буйковых станций. Они достаточно точно фиксированы и могут быть поставлены на любых глубинах в местах вне воздействия бентосных сообществ или иных нежелательных факторов.

Обрастание фиксированных субстратов на такого рода полигонах — почти всегда океанического типа, возможность смешанного обрастания невелика и обычно может быть сравнительно просто учтена или даже исключена.

Выработку достаточно обоснованной методологии исследований океанического обрастания до самого последнего времени тормозили, в частности, попытки исследовать его, изучая, в основном, обрастание судов, организмов, плавника, а не фиксированных объектов. При этом, обычно не выполнялись (нередко и до сих не выполняются!) общепринятые [Лебедев, Ильин, 1992, Зевина, 1994] требования разработки новых или использования старых методик для исследования обрастания: возможно боль-

шая их простота, полная воспроизводимость, репрезентативность получаемых данных и др. Типично, например, что до сих пор у разных исследователей весьма различны даже методики взятия проб океанического обрастания. Результаты этого разнообразия, фрагментарности, нередко некорректности исследований — помимо сравнительно малой информативности — большие трудности сопоставления данных разных авторов, часто непреодолимые или трудно преодолимые.

Общие методологические представления об изучении океанического обрастания стали ясны только к 80-м годам 20 века. Появилось понимание обязательности его комплексных исследований: собственно обрастания, плейстона, планктона, нектона, бентоса, абиотических, биотических и антропогенных факторов, лимитирующих развитие организмов и сообществ. Стало понятным, что соответствующие методики должны иметь (кроме, само собой разумеющейся, корректности получаемых данных) максимальную сопоставимость с ранее полученными материалами. Все это подразумевает необходимость модификации некоторых общеупотребительных методов, применяемых для изучения океанического обрастания, и унификацию методик разных исследователей.

Комплексные исследования должны быть строго синхронизированы и иметь максимально допустимые интервалы наблюдений из-за большой изменчивости сообществ океанического обрастания. Это проявляется, например, при оседании планктонных стадий организмов рассматриваемых сообществ. Изучение этих стадий и процессов оседания пока во многом методологически трудно решаемая задача. Соответственно, современные методики в этом отношении недостаточно разработаны.

Возможности изучения и многих других биотических факторов, определяющих океаническое обрастание, до сих пор не очень велики. Так, значительные трудности вызывает изучение отношений «хищник-жертва». Методологически достаточно ясны исследования нектона и бентоса.

Одна из наиболее сложных задач рассматриваемых исследований — выявление влияния на океаническое обрастание особенностей субстрата. Но не удалось, например, предложить экспериментальные поверхности, достаточно хорошо сопоставимые по усло-

виям обрастания. В частности, не оказалось возможным подобрать хорошо обрастающий материал, пригодный для всех (или почти всех) изучаемых видов океанического обрастания, как это часто принято при исследованиях прибрежного обрастания. Надо полагать, что такого материала вообще не существует. Часть методологических требований, предъявляемых к изучению обрастания субстратов, оказалась мало исследованной и /или трудно выполнимой.

При общей, сравнительно большой, стабильности океанической среды, некоторые ее весьма изменчивые во времени и пространстве показатели (например, изменения положения термоклина, течения, иные перемещения водных объемов), очень часто могут быть функционально важными факторами для океанического обрастания. Это должно быть учтено при разработке соответствующих методик.

Отметим, что соблюдение рассмотренных методологических требований исключительно важно и практически, например, при разработке и испытаниях средств защиты от обрастания (см. 5.1.).

Камеральная обработка материалов океанического обрастания методически почти во всем традиционна. Их математический анализ осложнен трудностями выбора методик, которые, в частности, должны учитывать, как правило, малое количество данных и неполноту их рядов. Дальнейшая обработка этих материалов должна предусматривать концептуальное моделирование сообществ с возможной последующей разработкой фундаментальных и прикладных математических моделей.

1.2. Методики получения и обработки материала

Учитывая вышерассмотренные методологические особенности изучения обрастания в пелагиали Мирового океана, мы разработали и апробировали комплекс собственных, модифицированных и общепринятых (в экологии) методов исследования океанического обрастания [Ильин, 1976, 1984, 1986а, 1997а, 1998а, 2000, 2003].

Исследования сообществ обрастания

При исследованиях океанического обрастания в основном могут употребляться якорные и реже дрейфующие (но фиксиро-

ванные[1]) буйковые станции (рис. 1). К бую прикрепляют трос (буйреп) с грузом, находящимся на дне (якорь) или в подвешенном положении, и кронштейнами. Якорный непритопленный буй плавает на поверхности воды, якорный притопленный буй находиться под поверхностью воды, дрейфующий буй — двигается под влиянием течений и ветра. Буйреп последнего принимает форму, близкую к параболе.

В отечественных исследованиях 1960–1980 гг., при которых была получена подавляющая часть данных об океаническом обрастании, использовали, как правило, пенопластовые непритопленные якорные буи ГМ (модификаций 49, 50, 51) со стальной основой высотой 4–5 м и диаметром 1.1 м [Сысоев, 1959; Руководство по гидрологическим работам…, 1967]. На буйрепах устанавливали унифицированные легко снимаемые кронштейны (как правило, стальные) на разных горизонтах до предельных глубин (в наших исследованиях — более 5 км). На кронштейны прикрепляли океанографические приборы (как правило, покрытые белой эмалевой краской): измерители течений БПВ, фототермографы системы Глазунова и др. (рис. 2).

Эти буи[2], кронштейны и приборы[3], а также прикрепляемые к ним опытные поверхности мы использовали в качестве экспериментальных субстратов. Они (за исключением последних), как правило, неоднократно в течение многих суток экспонировались в морской воде. У буев, извлеченных из воды на палубу судна, было доступно для изучения 70–90% их поверхности. Неоднократно по техническим причинам приходилось ограничиваться их беглым осмотром.

Экспериментальные образцы мы (как впоследствии и другие исследователи) пытались привязывать к бую капроновым фалом. Это оказалось неудобным, ненадежным, занимало много времени, образцы могли быть экспонированы только в вертикальном положении. Поэтому для таких исследований нами была разработана кассета — пластина из нержавеющей стали размерами 0.1×26×26 см с загнутыми краями шириной около 1.5 см и шты-

---

[1] Например, буи, привязанные к дрейфующему или стоящему на якоре судну.

[2] Площадь погруженной в воду части буев — как правило, не менее нескольких квадратных метров, иногда 10 м^2 и более.

[3] Площадью (очень приблизительно) 2 м^2.

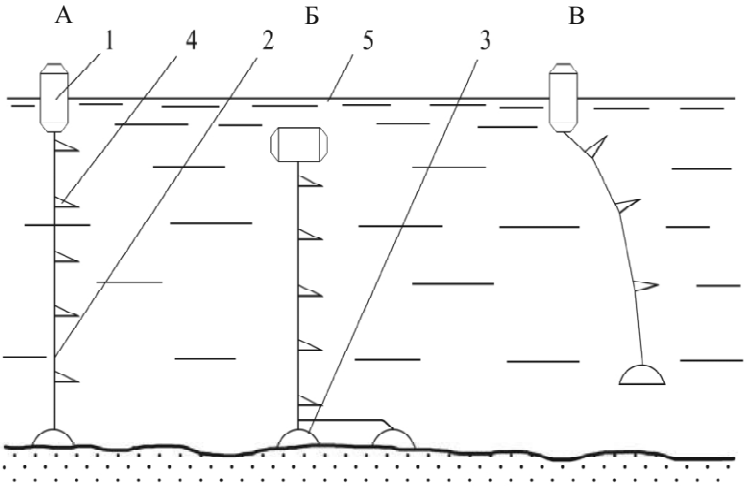

Рис. 1. Типы буйковых станций для исследований пелагического обрастания. А — непритопленная якорная станция, Б — притопленная якорная станция, В — дрейфующая фиксированная станция. 1 — буй, 2 — буйреп, 3 — якорь, 4 — кронштейн, 5 — поверхность воды.

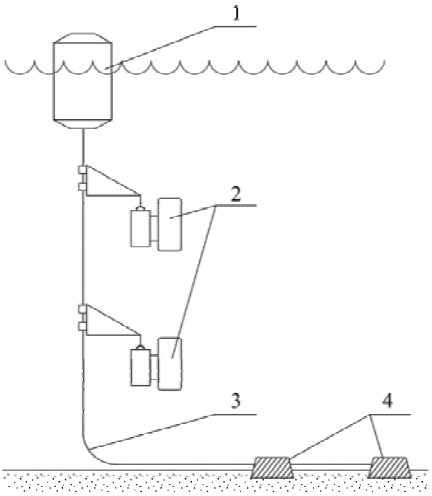

Рис. 2. Якорная буйковая станция. 1 — буй, 2 — океанографические приборы, 3 — буйреп, 4 — якоря.

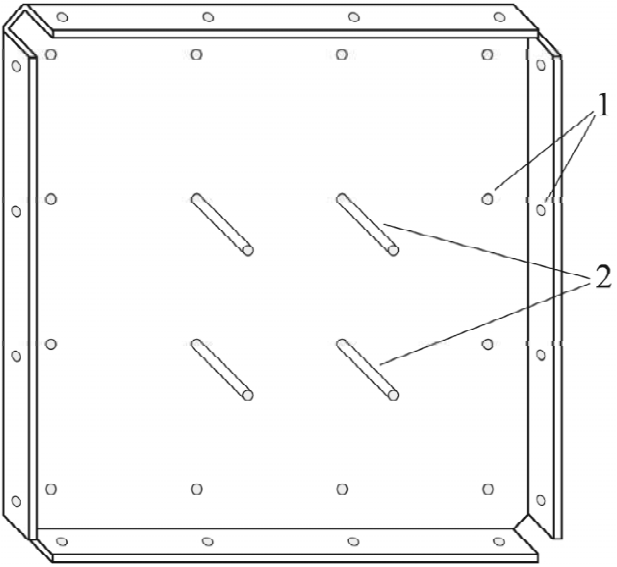

Рис. 3. Кассета для экспонирования экспериментальных субстратов на буях. 1 — отверстия, 2 — штыри.

рями, забиваемые в пенопласт буя (рис. 3). Кассета рассчитана на прикрепление экспериментальных объектов различных форм и размеров в любом положении [Ильин, 1981].

Экспериментальные поверхности на кронштейны мы укрепляли вертикально с помощью медного многожильного провода в пластмассовой изоляции, пропущенного через отверстия в их углах (рис. 4). Это (в противоположность привязыванию капроновым фалом) оказалось весьма надежным при экспонировании более месяца. Но такая методика трудоемка, занимает много времени, исключает быстрое снятие поверхностей, не дает возможности укреплять их под разными углами и достаточно полно использовать внутренний объем кронштейнов.

Чтобы избежать этих недостатков, мы сконструировали решетчатую кассету из уголковой нержавеющей стали (рис. 5), размеры которой определяются размерами применяемых кронштейнов. К перекладинам кассеты прикрепляют экспериментальные поверхности и фиксируют ее в кронштейне [Ильин, 1981].

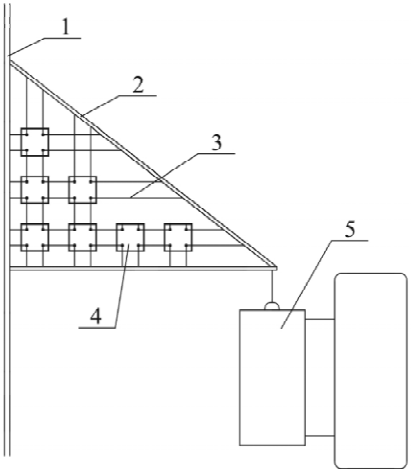

Рис. 4. Кронштейн с экспериментальными субстратами на буйрепе. 1 — буйреп, 2 — кронштейн, 3 — провод для укрепления субстрата, 4 — субстрат, 5 — океанографический прибор.

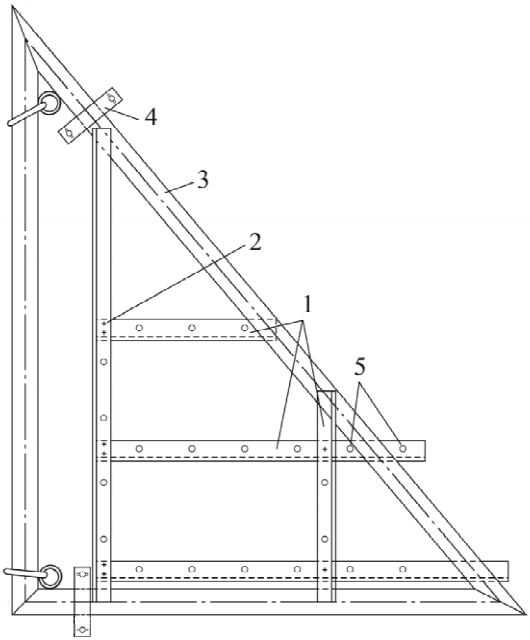

Рис. 5. Кронштейн с кассетой для экспериментальных субстратов на буйрепе. 1 — перекладины, 2 — болт, 3 — кронштейн, 4 — хомут, 5 — отверстия.

Одиночные буйковые станции не позволяют исследовать некоторые особенности океанического обрастания: локальное горизонтальное распространение, влияние перемещений водных объемов на обрастание и др. Данные о нем на таких станциях почти всегда несколько фрагментарны, комплексность исследований обычно отсутствует.

Наилучшие условия изучения океанического обрастания почти в полном объеме представляют группы буйковых станций океанографических полигонов. Наши исследования проводились на полигонах от 2 до 19 станций, расположенных прямой линией, углом, крестом, треугольником, многоугольником и др. Расстояния между буями было различными нередко даже на одном и том же полигоне: от одной мили до нескольких десятков (редко больше) миль. В одной точке полигона могла выставляться серия буйковых станций, сменяющих (часто с перекрытием их экспонирования) одна другую. Станции экспонировали от 1 суток до полутора месяцев. Промежуток между началом и концом работ на станции (или их группе) — «период исследований». Иногда в одном районе обрастание изучали разные исследователи в разных рейсах НИС. Это выделено нами, как «этап исследований».

Изучение океанического обрастания на полигонах обычно велось на части буйковых станций и глубин. Количество таких станций, их местонахождение и продолжительность, глубины экспонирования кронштейнов с экспериментальными поверхностями на них определялись почти исключительно требованиями океанографических исследований и техническими возможностями.

Выполнение даже простых задач изучения обрастания на полигонах требует больших затрат времени, сил, финансов, поэтому эти исследования имели попутный характер, почти всегда без выделения специальных часов работы, часто вне плана экспедиций. При его разработке практически не учитывались особенности исследований обрастания. Приоритет и жесткая регламентация океанографических работ, огромный дефицит времени не позволяли использовать многие общепринятые в экологии правила и методики. Все это влекло за собой нередкие нарушения методологических принципов изучения океанического обрастания.

Большая часть анализируемы нами материалов была получена при изучении обрастания на вышеописанных буйковых станциях и полигонах.

В наших исследованиях применялись также буи диаметром около 0.5 м (якорный (у о-ва Мунг), привязанный к судну, стоящему на якоре (банка Назарет и Андаманское море), привязанный к дрейфующему (южнее Бенгальского залива) судну), фиксированные рыбачьи сети (у о-вов Мунг и Че), поплавок (длина около 4.5 м, диаметр 0.5 м) катамарана, стоящего на якоре (Наваринская бухта) [Ильин, Полтаруха, Руколь, 2000; Ильин, Полтаруха, 2005, 2006]. В этих районах в качестве опытных поверхностей использовались полиэтиленовые канаты (диаметром 0.1 дм и площадью 1.6 дм^2) рыбачьих сетей и якорных буев, отрезки (площадью около 2 дм^2) таких канатов, около 15% площади поплавка катамарана из анодированного алюминия

Получение и первоначальная обработка проб обрастания

Пробы океанического обрастания берут обычно скальпелем или скребком с определенной площади (1 см^2, 1, 2, 8 дм^2, 1 м^2 и мн. др.), с части или со всего объекта. Нередко приводят данные о «средней» плотности (или биомассе) на нем или на единице площади. Часто площадь, с которой взята проба, неизвестна [Marine fouling..., 1952; Зевина, 1972; Ильин, 1976, 1983а, 1998б, 2000, 2003; Relini, Geraci, Montanari, Romairone, 1976; Резниченко, 1981; Турпаева, 1981; Sneli, 1981; Кузнецова, Неуронов, 1985; Лебедев, Ильин, 1992; Звягинцев, 2005 и мн. др.].

Нами предложено обязательное взятие проб с площадки 10х10 см в местах (соответственно схеме исследования) с наибольшими размерами обрастания, желательно с частью исследуемого субстрата [Ильин, Кузнецова, Старостин, 1978; Ильин, Николаева, 1978; Ильин, 1983а, 2000]. При необходимости берутся дополнительные количественные и качественные пробы с элементов или со всего объекта. Это пока наилучшая возможность для анализа океанического обрастания, позволяющая, в частности, сравнительно корректно сопоставлять количественные данные,

получаемые по разным методикам. Конечно, желательно выявление и средних показателей.

Весьма непростым оказался выбор экспериментальных поверхностей для экспонирования. Надо полагать, что, как правило, размер их не должен быть менее нескольких квадратных дециметров. Например, возможно экспонирование в одинаковых условиях 2–3 пластин 2×2 дм. Нам представляется, что для корректных исследований океанического обрастания необходимо употребление контрольных пластин из древесины, нетоксичного пенопласта, асбоцемента или с хорошо обрастающим покрытием. Как минимум, черного и белого цвета, вертикально и горизонтально расположенных, размером желательно не менее 1 м^2. Конечно, в зависимости от целей исследований и технических возможностей, в качестве экспериментального субстрата может быть использован любой объект из любого материала.

Перед экспонированием экспериментальные образцы мы, как правило, мыли в пресной воде щеткой со стиральным порошком. Впервые используемые образцы необходимо выдерживать несколько суток в профильтрованной через бумажный фильтр морской воде (в горячей воде — несколько часов). После экспонирования их просматривали с помощью лупы или бинокулярного микроскопа МБС.

Фиксация проб обрастания (учитывая его таксономический состав) велась нами 75% этиловым спиртом-ректификатом или (при невозможности этого) 4–5% нейтрализованным формалином с последующим их переводом в 75% спирт по общепринятой методике. Большие пробы фиксировали 96% спиртом и соответственно 10% формалином. Дальнейшее их хранение и камеральная обработка проводились по общепринятым методикам (см., например, [Тарасов, Зевина, 1957; Лебедев, Ильин, 1992; Звягинцев, 2005]).

Организмы, после обсушивания фильтровальной бумагой до исчезновения видимой влаги, обычно взвешивали на торсионных или аналитических весах с точностью 1–10 мг. Аналогично полностью взвешивали количественные пробы. Нередко взвешивание, другие измерения и видовые определения производили через продолжительное время после взятия проб.

У Lepadidae мы измеряли длину капитулума, у некоторых особей — их ширину и общую длину тела, у Balanidae — кариноростральный диаметр и высоту раковины, у Decapoda — наибольшую длину карапакса, у Polychaeta и Gastropoda — общую длину тела.

Организмы определяли: Cirripedia — автор работы, Г.Б. Зевина, И.А. Кузнецова, О.П. Полтаруха, Л.А. Пономарева, Р.Р. Макаров, Decapoda — Н.А. Заренков, Gastropoda — И.С. Рогинская, Polychaeta — Н.В. Кучерук, Hydrozoa — Д.В. Наумов.

Исследования абиотических факторов среды

Показатели факторов среды определялись (на буйковых станциях или вблизи них), как правило, во время экспонирования экспериментальных поверхностей и обобщались соответствующими специалистами общепринятыми методами[4]. В необходимых случаях мы интерполировали эти показатели для изучаемых глубин.

Скорость и направление потока воды определяли, как правило, самописцами течений ВПВ. Для наших исследований частота этих измерений превышала необходимый минимум.

Температуру воды определяли фототермографами системы Глазунова, опрокидывающимися глубоководными термометрами, батитермографами. Дискретность измерений буйковыми фототермографами для исследований океанического обрастания была больше необходимой, при судовых измерениях — недостаточной.

Соленость воды (‰) и содержание в ней растворенного кислорода (мл/л) измеряли вблизи буйковых станций. Соленость определяли аргентометрическим титрованием на хлор. Содержание кислорода — методом Винклера с последующим пересчетом в % [Руководство по морским гидрологическим исследованиям, 1959]. Для целей наших исследований частота этих измерений нередко была недостаточной.

0 передвижениях водных объемов, в основном, судили по материалам рейсовых отчетов НИС. Они нередко были недоста-

---

[4] Основные данные взяты из отчетов рейсов НИС. Некоторые материалы предоставлены Л.И. Галеркиным, Г.Н. Ивановым-Францкевичем, Ю.С. Георгиевым, В.Г. Нейманом [Ильин, 2003].

точны для необходимого анализа океанического обрастания. Для полигона в Аравийском море Л.И. Галеркиным динамическим методом построены карты циркуляции вод относительно отсчетной поверхности 1500 децибар, по ним определены направления и скорость течений (см. [Ильин, Галеркин, 1976]).

Глубина взятия проб океанического обрастания была обусловлена наличием субстрата и техническими возможностями. Обычно, как нам представляется, достаточно их взятие у 0 м, до 5 м — через каждые 1–2 дм, до 10 м — через метр, до 25 м — через 5 м, до 150 м и ниже — через 5–10 и более м. На нижних горизонтах обрастания Lepadidae (в разных районах — от 25 до 150 м) требуется соответствующее уменьшение интервалов между пробами, в частности, из-за колебаний верхней границы термоклина.

Из-за различной глубины погружения буев (разница в их нагрузке, скорости течения и др.) и ее нестабильности определение глубины обрастания на них обычно возможно с точностью не более 2 дм. Глубины погружения экспериментальных объектов на буйрепах в наших исследованиях почти всегда были жестко предопределены условиями океанографических работ. Эти глубины могли отличаться от планируемых на 2–3%. На дрейфующей станции южнее Бенгальского залива буйреп отклонялся от вертикали, видимо, в пределах 45±15°. Глубина экспонирования объектов при этом периодически изменялась и вычислена нами приблизительно по таблицам [Боришанский, 1954] И.А. Киреева.

Мы исследовали, в частности, визуально влияние на количественный и качественный состав обрастания особенностей субстрата: материала, степени его шероховатости, площади объекта, цвета, положения в пространстве.

Исследования биотических факторов среды

Они были исследованы нами в различной степени, нередко методологически недостаточно корректно или со слишком большой дискретностью наблюдений. Это было обусловлено вышеназванными причинами и изучением рассматриваемых факторов в большинстве случаев с судов (обслуживающих буйковые

станции), лишь периодически и непродолжительное время находящихся рядом с буями.

Планктон, плейстон. Для изучения вертикального распределения расселительных стадий организмов обрастания в воде мы ловили планктон[5] по общепринятым методикам замыкающейся сетью ДжОМ (иногда Джеди) из мельничного газа № 38 с входным отверстием 0.5 м^2 (у сети Джеди соответственно — газ № 49, отверстие 0.1 м^2) на горизонтах 10–0, 25–0, 50–0, 75–0, 100–0, 200–0 м (сетью Джеди: 50–0, 80–0, 80–50 м).

Такие исследования необходимы, вероятно, до 1500–2000 м — соответственно несколько ниже максимально известной глубины обнаружения пелагических стадий Lepadidae.

Ловы для наших целей эпизодически проводили около и во время буйковых станций (иногда вне периода их экспонирования). Эта методика оказалась малопригодной для поставленных задач. Результативность исследований можно улучшить уменьшением слоя обловов и увеличением частоты ловов. Конечно, значительно эффективнее горизонтальные ловы сетями большого диаметра или использование планктонособирателей значительной пропускной способности [Ильин, Макаров, Милейковский, 1977].

Для изучения горизонтального распространения личинок Lepadidae мы ловили плейстон тралами ПТ-1 конструкции А.И. Савилова [1968] с рамой 60×100 см и ПТ-2 нашей модификации [Кузнецова, Ильин, 1980] с рамой 30×50 см. Тралом ПТ-1 — ловили 10 мин с борта дрейфующего судна, тралом ПТ-2 — 30 мин обычно с кормы судна на расстоянии 30 м от него.

Пробы планктона и плейстона просматривали (перед или после фиксации формалином) в камере Богорова под бинокулярным микроскопом МБС и выбирали личинок Lepadidae.

Личинок определяли до вида или рода. У науплиусов из Андаманского моря измерили ширину карапакса (без латеральных шипов) и длину дорсальных шипов, классифицировали по размерам, разделили на условные стадии, подобно V. Bainbridge, I. Roskell [1966], сравнили с имеющимися описаниями личинок Lepadidae [Ильин, Макаров, Милейковский, 1977]. Для определения вида личинок в подобных и иных исследованиях было предложено

---

[5] Пробы часто были взяты по нашей просьбе или предоставлены в наше распоряжение.

максимально возможное доращивание их в лаборатории [Ильин, Николаева, 1978].

Для исследования предполагаемой зависимости между концентрацией личинок Lepadidae в планктоне и плотностью обрастателей нами были сопоставлены эти показатели в Андаманском море на горизонтах 50–0 и 80–50 м. Для выявления подобных связей организмов океанического обрастания необходимы синхронные ловы планктона, плейстона, сестона.

Иные факторы. Мы фрагментарно исследовали некоторые другие биотические факторы.

Так, изучение связей обрастания и рыб ограничивалось редкими визуальными наблюдениями с борта судна на части полигонов и несколькими ловами. Конечно, синхронное изучение рыб должно вестись систематически с помощью плейстонного трала, закидного сачка, наблюдений аквалангистов по общепринятым [Федоряко, 1985; Парин,1988] методикам.

Как правило, после поднятия на борт судна экспонируемых субстратов нами визуально оценивались некоторые внутри- и межвидовые отношения в их обрастании. Технически на полигонах возможно исследовать некоторые подобные связи, например, «методом клеток» [Paine, 1974; Peterson, 1979; Barkai, Branch, 1988 и мн. др.], при котором обрастание изолируют от влияния хищников.

Анализ материала

Во многих публикациях данные об океаническом обрастании даются без простейшей математической обработки. Иногда, правда, приводятся разного вида графики или различные средние показатели (см., например, [Marine fouling..., 1952; Резниченко, 1981; Резниченко, Цихон-Луканина, 1992]). Во многом это объясняется скудностью и/или разнотипностью материалов.

Иногда возможно применение условных «средних» плотности (П) и (соответственно) биомассы обрастания: Пср. = (Пмакс. + Пмин.) : 2. Минимальные показатели (при отсутствии данных) нередко могут считаться равными нулю. В некоторых случаях при анализе проб (например, с экспериментальных образцов и иных целых объектов) допустим пересчет показателей плотнос-

ти и биомассы обрастания на 1 дм^2 (иногда на 1 м^2) или их рассмотрение без пересчета.

Скорость роста Lepadidae может определяться по приросту длины тела, капитулума или биомассы, а также по величине удельной продукции.

Длина тела одновозрастных животных одного вида этого семейства даже локально весьма сильно варьирует и, как правило, не может служить показателем для сравнения. Соответственно трудно сопоставлять и их биомассы.

В большинстве случаев о скорости роста Lepadidae судят по длине капитулумов, которой они достигают за исследованное время, подразумевая, что циприсы (их длина — около 1–2 мм) могли осесть сразу же после появления субстрата в воде. Можно считать, что длина капитулумов до определенного возраста обрастателей в приблизительно одинаковых условиях среды примерно соответствует ему.

Некоторые исследователи использовали зависимость между этой длиной и биомассой животного. Для приблизительных расчетов с соответствующей проверкой в конкретных условиях, надо полагать, можно применять уравнение $W=qL^b$ [Кузнецова, Морозова, 1980; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, 1992], где W — сырая биомасса в мг, L — длина капитулума в мм, q и b — эмпирические величины. У *Conchoderma auritum*, *C. virgatum*, *Lepas anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *L. pectinata* по данным И.А. Кузнецовой и Т.В. Морозовой [1980] q принимает значения от 0.12 до 0.20, b — от 2.8 до 3.5. Подобная зависимость получена О.Г. Резниченко, И.Н. Солдатовой, Е.А. Цихон-Луканиной [1992] для *C. virgatum* из центрального района (НИС «Витязь», 1985 г.) Атлантического океана, где было измерено 3557 (! — И.И.) особей. Они считают также возможным употребление в таких расчетах и общей длины тела. Соответственно предложены уравнения: $W = 0.1422\ l_г^{2.82}$ и $W = 0.04591\ l_т^{2.79}$, где W — сырая биомасса тела в мг, $l_г$ — длина капитулума и $l_т$ — общая длина тела животного в мм. Однако соответствующие уравнения этих исследователей не получили широкого употребления даже в их собственных работах, надо полагать, из-за многих неопределенностей в такого рода расчетах.

Для оценки продуктивности в первом месяце развития было предложено рассчитывать их «среднюю скорость весового роста». В качестве исходной величины бралась биомасса циприсовидной личинки [Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976].

По нашему мнению, наиболее корректный (правда, тоже не идеальный) показатель роста видов Lepadidae — прирост длины их капитулумов. В этой работе почти все соответствующие сравнения основаны на их приросте (мм/сутки), рассчитанном по нашим и литературным данным.

Дальнейшая математическая обработка и анализ экологических показателей океанического обрастания были весьма затруднены, общепринятые методы оказались малопригодны.

На основе наших и иных данных, теорий, гипотез и аналогий нами проведено концептуальное моделирование сообществ океанического обрастания.

Наиболее приемлемым для задач исследования оказалось применение блок-схем [Ильин, 1986а, 2003; Одум, 1986а; Турпаева, 1987 и мн. др.] биоценотических связей обрастания, включающих известные лимитирующие его факторы среды. В зависимости от поставленных задач нами были построены блок-схемы с различной целевой направленностью, степенью детализации, количеством переменных. В частности, блок-схема сообществ океанического обрастания, блок-схема оседания циприсов Lepadidae, блок-схема биоценотических связей этих обрастателей на субстрате, блок-схема взаимодействия Lepadidae с хищниками.

Для проверки величины и достоверности зависимости обрастания от некоторых факторов среды нами был проведен дисперсионный факторный анализ данных (методика Н.А. Плохинского [1961,1970]) математически непланируемых исследований. Он был сделан по материалам полигона в центральном районе (1970 г.) Атлантического океана с достаточным для такого анализа временным рядом данных.

Было исследовано влияние организованных факторов на *C. virgatum*: глубина экспонирования субстрата (4 градации), его продолжительность (3 градации), период (сезон) исследований (2 градации). Вычислена степень этого влияния (в %) на

результативные признаки: плотность, биомасса, длина капитулумов обрастателей. Определены доля влияния каждого фактора, различных их сочетаний, суммарное влияние. Достоверность полученных величин учтена с вероятностью 0.95, 0.99, 0.999.

Была построены математические модели (в форме дифференциальных уравнений) обрастания на глубине 1–3 м в центральной части Атлантического океана. Они учитывают взаимодействие циприсовидных личинок *C. virgatum*, *Lepas*, соответствующих обрастателей и хищников *Planes minutus* и Pisces (Ильин, Алещенко, 1992; Ильин, Петросян, Павлов, Бессонов, 2005, 2006).

1.3. Объекты исследований

Объем материала

Проведен анализ литературных и наших данных по 45 акваториям Мирового океана (табл. 1 и 2, рис. 6). В частности, нами изучено на 23 акваториях обрастание более 4000 экспериментальных фиксированных субстратов 33 типов, отличающихся по материалу, степени шероховатости, цвету, площади, распо-

Таблица 1. Объем нашего материала[1)]

Районы	20
Точки	98
Буйковые станции[2)]	209
Типы субстрата	31
Экспериментальные субстраты[3)]	более 4 000
Различные объекты[4)]	более 500
Пробы обрастания	более 900
Пробы планктона, плейстона	403
Определения таксонов	более 13 000
Измерения организмов[5)]	более 12 000

Примечания: [1)] количество исследованных объектов, [2)] включая поплавок катамарана; [3)] более половины экспериментальных образцов утеряно, учтены только сохранившиеся; [4)] борт и аппаратура судов, экспериментальные поверхности у борта, плавник, организмы и др.; [5)] определение биомассы проб и отдельных организмов, их длины, размеров капитулума Lepadidae и др.

Таблица 2. Нахождение видов Lepadidae на фиксированных субстратах[1)]

Район, координаты[1)]	Точки	*Lepas*							*Concho-derma*		Литературный источник
		ana	*ans*	*aus*	*ber*	*hil*	*pec*	*tes*	*aur*	*vir*	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Атлантический океан											
Восточнее о-ва Великобритания	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Sneli, 1983
У Западно-Фризских о-вов	2[2)]	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Buizer, 1978
Восточнее о-ва Блок	1[3)]	+	+?	-	-	-	-	-	-	-	Marine fouling …, 1952
Восточнее залива Делавэр	1[3)]	+	+?	-	-	-	-	-	-	-	То же
Восточнее Чесапикского залива	1[3)]	+?	+?	-	-	-	-	-	-	-	То же
Восточный район	?	+	-	-	-	-	-	-	-	+	Морозова, 1982