

Б-ке

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

ИЛЬИН

Игорь Николаевич

Экология океанического обрастания

03.00.16 - экология

03.00.18 - гидробиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва

2003

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В.Н. Безносков,
доктор биологических наук, профессор А.А. Нейман,
доктор биологических наук Л.А. Пономарева.

Ведущая организация:

Российский университет дружбы народов.

Защита состоится 13 ноября 2003 г в 15 ч. 30 мин. на заседании Диссертационного
совета Д 501.001.55 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по
адресу: 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, 389 аудитория.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан 11 октября 2003 г.

Ученый секретарь Диссертационного совета
кандидат биологических наук

Карташева

Н.В. Карташева

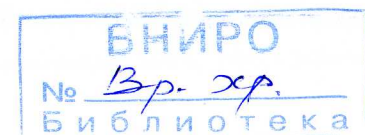
ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Вторая половина 20 в. характеризуется усилением темпов освоения человеком Мирового океана. Чрезвычайно увеличилось использование и соответствующие исследования его биологических ресурсов. Соответственно, знание экологических закономерностей жизнедеятельности океанических организмов и сообществ приобретает все большее значение.

Прибрежное морское обрастание хорошо исследовано. Исключительно велико его практическое значение. Так, оно усиливает коррозию гидротехнических сооружений, снижает скорость судов и увеличивает потребление ими топлива, искажает показания или выводит из строя измерительную аппаратуру. С другой стороны, организмы прибрежного обрастания - биофильтраторы воды, сырье для промышленности, пища для животных и человека, биоиндикаторы среды обитания.

Иное положение наблюдалось до последнего времени в исследованиях океанического обрастания. Методологии его изучения не было. В публикациях часто отсутствовала видовая принадлежность организмов. Корректные данные об океаническом обрастании до 70-х годов 20 века были, как правило, единичными и (или) фрагментарными. Практически были неизвестны хронология видов Lepadidae, закономерности их развития, большинство функционально важных для них факторов среды. Представления об океаническом обрастании, в частности, о его экосистемах, были основаны почти исключительно на материалах изучения плавающих объектов (судов, организмов, плавника) с сообществами, как правило, неизвестного (часто прибрежного) происхождения и развития. Об обрастании фиксированных объектов было лишь незначительное количество малоинформативных данных при почти полном отсутствии корректных сведений о лимитирующих факторах среды.

К середине 20 века были почти полностью исчерпаны возможности экологических исследований океанического обрастания, большую часть которых невозможно проводить с помощью изучения плавающих объектов. Соответственно этому общее представление об океаническом обрастании или отсутствовало, или господствовало мнение о маловажности, незначительности и даже о полной невозможности поселения обрастателей вне прибрежья (см., например, /Зенкевич, 1956/). Показательно, что даже в более позднем и весьма информативном обзоре по Lepadomorpha /Зевина, 1981, 1982/ сведения непосредственно об экологии Lepadidae (в значительной мере И.Н.Ильина с соавторами) занимают одну страницу.



Цель и основные задачи исследований. Целью работы являлось выявление закономерностей структуры, развития и характеристик сообществ океанического обрастания.

В соответствии с этой целью были поставлены следующие основные задачи:

1. изучить его качественный и количественный состав, скорость роста обрастателей;
2. исследовать лимитирующие океаническое обрастание факторы среды и выявить среди них функционально-важные;
3. изучить закономерности его вертикального и горизонтального распределения;
4. разработать концептуальное представление об океаническом обрастании, в частности, для моделирования его сообществ и прогнозирования его образования и развития;
5. разработать экологическое обоснование снижения вредоносности обрастания;
6. обосновать возможность культивирования Lepadidae;
7. обосновать применение их в качестве биоиндикаторов;
8. для решения названных задач разработать комплекс методик изучения обрастания.

Основные защищаемые положения. Предметом защиты являются следующие положения:

Сообщества океанического обрастания характеризуются: 1. олигомикстностью, 2. подавляющим преобладанием в них видов Lepadidae с очень большой скоростью роста, 3. важнейшей ролью в них хищников, 4. сравнительной несложностью сообществ, 5. большой обособленностью, сочетающейся с невозможностью их автономного развития, 6. большой пространственно-временной изменчивостью, 7. возможностью существования в большей части Мирового океана, 8. резким возрастанием в последние десятилетия количества сообществ и взаимодействия между ними.

Развитие океанического обрастания определяет комплекс закономерностей и функционально важных факторов среды, в значительной мере выявленных или (и) исследованных нами. Для Lepadidae этими факторами являются: 1. особенности и глубина нахождения субстрата, 2. температура, соленость и скорость тока воды, 3. макро-, мезо- и микрогеографические факторы, 3. временные и антропогенные факторы, 4. циркуляция водных объемов, содержащих циприсов Lepadidae, 5. внутри- и межвидовые отношения в биоценозах.

Полученные результаты могут быть использованы для рациональной эксплуатации гидротехнических объектов, для культивирования Lepadidae, для применения их в качестве биологических индикаторов вод.

Предлагаемый комплекс методик изучения океанического обрастания определяется разработанной автором методологией, обоснованной проведенными исследованиями.

Научная новизна и теоретическая значимость полученных результатов. В работе впервые: 1. сформировано концептуальное представление об океаническом обрастании; 2. установлена возможность возникновения за короткий (2-4 недели) срок большого по биомассе и плотности обрастания Lepadidae; 3. установлена его хронологическая структура; 4. рассмотрены лимитирующие и определены функционально важные для него факторы среды; 5. выявлены основные закономерности развития Lepadidae.

Практическое значение проведенных исследований. 1. Разработан комплекс методов и приспособлений для синхронных исследований океанического обрастания и факторов среды; 2. проведенные исследования позволяют прогнозировать океаническое обрастание Lepadidae в различных условиях; 3. показана возможность большой вредоносности обрастания в пелагиали; 4. обоснованы мероприятия, снижающие эту вредоносность; 5. предложено и обосновано культивирование Lepadidae; 6. показана возможность использования Lepadidae для биоиндикации вод и их динамики.

Апробация работы. Основные материалы диссертации были представлены на международных, всесоюзных, общероссийских совещаниях:

«2 всесоюзный симпозиум по биологическим повреждениям и обрастаниям материалов, изделий и сооружений», Москва, 1972; «Роль организмов в биокоррозии и биоповреждениях различных типов материалов, применяемых на море», Одесса, 1972; «Биокоррозия, биоповреждения, обрастания», Батуми, 1974; «Биокоррозия, биоповреждения, обрастания», Киев, 1976; «1 съезд советских океанологов», Москва, 1977; «4 съезд ВГБО», Киев, 1981; «2 всесоюзный съезд океанологов», Ялта, 1982; «1 конференция по биоповреждениям», Абовян, 1983; «38 научная сессия НТОРЭС», Москва, 1983; «Применение методов теории информации для повышения эффективности и качества сложных радиоэлектронных систем», Таганрог, 1984; «Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов», Ленинград, 1984; «Морская коррозия и обрастание», Батуми, 1984; «40 научная сессия НТОРЭС», Москва, 1985; «Методы оптимального синтеза сложных систем и их приложения в инженерной экологии», Черноголовка, 1985; «3 конференция Защита судов от коррозии и обрастания», Калининград, 1986; «3 конференция по биоповреждениям», Донецк, 1987; «3 съезд советских океанологов», 1987; «Системология и ее приложения в системотехнике и экологии», Черноголовка, 1987; «Защита материалов и изделий от атмосферной, биологической коррозии и тропикостойкость материалов и изделий», Минск, 1989. «Всесоюзное совещание по морскому обрастанию и биокоррозии», Владивосток, 1989; «Биоповреждения в промышленности», Пенза, 1994; «Биологические проблемы экологического материаловедения», Пенза, 1995; «Экологические

проблемы стойкости техники и материалов», Адлер, 1996; «Современные методы и средства океанологических исследований», Москва, 1997; 1998; 1999; «Научные чтения памяти профессора А.А.Браунера», Одесса, Украина, 2000; а также на сессиях Научного совета по биоповреждениям РАН (Москва, 1972-1991), Ученых советах ИОРАН и ИПЭЭ (Москва, 1972, 1983, 1997), коллоквиумах ИОРАН и ИПЭЭ (Москва, 1971-2001), коллоквиумах Российско-вьетнамского научно-исследовательского центра (Москва, Сайгон, 1987-1992) и др.

Публикация результатов исследований. Основные материалы диссертации опубликованы в 59 работах.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 280 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, заключения, приложения и списка использованной литературы. Диссертация включает 39 таблиц и 24 рисунка. Список литературы содержит 25 / названия на русском языке и 259 - на иностранных языках.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ЕГО ПОЛУЧЕНИЯ И ОБРАБОТКИ

Объем материала. Проведен анализ наших материалов, полученных в 1967-1996 гг. из 98 точек 20 районов Мирового океана в сопоставлении с литературными данными из 22 районов (в частности, 15 и 8 полигонов соответственно) (табл. 1 и 2). Изучено обрастание более 4000 экспериментальных фиксированных субстратов 31 типа, отличающихся по материалу, степени шероховатости, цвету, площади, расположению в пространстве. Исследовано более 13 000 экземпляров различных видов обрастания.

Проведено сравнительное изучение обрастания корпуса и аппаратуры судов, обслуживающих буйковые станции, субстратов, экспонируемых у борта этих судов, плавника, плавающих организмов и др. (более 200 проб). Проведен анализ 403 проб планктона и плейстона. Используются данные (публикации, рейсовые отчеты НИС, личные сообщения) о факторах среды: соленость и температура воды, динамика вод и др.

Работа выполнена в Институте океанологии и в Институте проблем экологии и эволюции РАН. Материалы диссертации собраны нами или по нашей просьбе, или предоставлены в наше распоряжение. Фрагментарные исследования океанического обрастания были начаты по инициативе И.В.Старостина в 1967 г на полигоне в Аравийском море. Экспериментальное изучение обрастания впервые осуществлено мною в 1970 г на полигоне в центральном районе Атлантического океана.

Методология исследований. Незначительность, фрагментарность или отсутствие данных о многих сторонах возникновения и развития океанического обрастания, незнание его важнейших закономерностей обусловили многообразие и неполноту методик его изучения.

Океаническое обрастание исследуют на дрейфующих (мало подвижных по отношению к воде), активно передвигающихся (подвергающихся суммарному воздействию собственного

Таблица 1. Объем материала¹⁾

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

¹⁾ количество исследованных объектов; ²⁾ включая поплавок катамарана; ³⁾ более половины экспериментальных образцов утеряно по техническим причинам, 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 капитулула *Lepadidae* и др.;

движения и естественной циркуляции вод), фиксированных (вблизи них динамика вод обусловлена их естественной циркуляцией) объектах. Сведения об обрастании на субстратах первых двух групп во многом некорректны. Практически всегда отсутствуют данные о месте и возможном начале обрастания на них. Их изучение не позволяет исследовать многие его закономерности и лимитирующие факторы среды. Обычно известны лишь фрагментарные показатели некоторых из этих факторов. Обрастание указанных субстратов может быть прибрежным, океаническим, смешанного типа. При изучении объектов третьей группы возможно синхронное получение данных об обрастании и функционально важных факторах среды в любые моменты экспонирования субстратов. Их обрастание - чаще всего океанического типа, возможность смешанного обрастания невелика и обычно может быть сравнительно просто учтена.

К 80-м годам 20 в. стала понятна обязательность синхронных комплексных исследований: собственно обрастания, плейстона, планктона, нектона, бентоса, абиотических, биогенных и антропогенных факторов среды. Наилучшие возможности для этого представляют

Таблица 2. Районы проведенных исследований¹⁾

Районы	Т	Виды Lepadidae						
		ana	ans	hil	pec	tes	aur	vir
Атлантический океан								
Саргассово море (1 этап), 1977 г. ²⁾	19	+	+	-	-	-	-	+
Саргассово море (2 этап), 1977 г. ²⁾	19	+	+	-	-	-	-	+
Тунисский пролив ³⁾	3	+	-	-	+	-	-	+
Наваринская бухта ^{4,5)}	1	+	-	-	-	-	-	-
Центральный район, 1970 г	18	+	+	+	-	-	-	+
Восточно-экваториальный район	5	+	+	-	-	-	-	+
Западно-экваториальный район (1 этап), 1974 г. ⁶⁾	5	+	-	+	-	-	-	+
Западно-экваториальный район (2 этап), 1979 г	5	+	+	-	-	-	-	+
Индийский океан								
Аравийское море ⁷⁾	7	-	+	+	-	-	-	+
Юго-восточнее о-ва Сокотра ⁸⁾	1	-	-	-	-	-	-	-
Бенгальский залив, 1980 г. ⁹⁾	3	-	-	-	-	-	-	+
Южнее Бенгальского залива	1 ¹⁰⁾	-	+	-	-	-	-	+
Андаманское море	1 ¹¹⁾	-	-	-	-	-	-	+
Восточно-экваториальный район, 1972 г. ⁸⁾	3	-	-	-	-	-	-	-
Восточно-экваториальный район, 1980-81 гг. ⁹⁾	6	+	-	-	-	-	-	+
Центрально-экваториальный район ⁸⁾	1	-	-	-	-	-	-	-
Северо-западнее Австралии ⁸⁾	1 ¹²⁾							
Банка Назарет ¹²⁾	1 ^{11,12)}							
Севернее Маскаренских о-вов ⁹⁾	2	+	-	-	-	-	-	-
Тихий океан								
Западнее п-ова Калифорния	11	+	+	-	-	-	-	+
Северо-западнее о-ва Фиджи	3	+	+	-	-	-	-	-
Южный океан								
Южнее о-вов Новая Зеландия	6 ¹³⁾							
Северный Ледовитый океан								
Норвежское море ¹⁴⁾	7	-	-	-	-	-	-	-

¹⁾ Три буквы (слева направо) - *Lepas anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *L. pectinata*, *L. testudinata*, *Conchoderma auritum*, *S. virgatum*, обнаруженные на фиксированных субстратах; Т - к-во исследованных точек; ²⁾ Старостин, Кузнецова, Ильин, Морозова, 1980; ³⁾ Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976; ⁴⁾ поплавок катамарана, стоящего на якорю; ⁵⁾ Ильин, Полтаруха, Руколь, 2000; ⁶⁾ Ильин, Кузнецова, Старостин, 1978; ⁷⁾ Ильин, Рудякова, Старостин, Пономарева, 1978; ⁸⁾ Ильин, Николаева, 1978; ⁹⁾ Ильин, Полтаруха, Доманов, 1999; ¹⁰⁾ буй привязан к дрейфующему судну; ¹¹⁾ буй привязан к стоящему на якорю судну; ¹²⁾ *Lepadidae* juv.; ¹³⁾ неопределенные *Lepadidae*; ¹⁴⁾ Луканина, Солдатова, личное сообщение

полигоны якорных непритопленных буйев. К их кронштейнам на буйрепах прикрепляют измерительные океанографические приборы. Такого рода буйковые станции достаточно точно фиксированы и могут быть поставлены на любой глубине в местах вне воздействия бентосных сообществ или иных нежелательных факторов.

Получение и первоначальная обработка проб обрастания. Мы использовали буй, кронштейны, океанографические приборы, а также прикрепляемые к ним опытные

поверхности в качестве экспериментальных субстратов. Эти поверхности в основном прикреплялись многожильным медным проводом в пластмассовой изоляции. Но такая методика трудоемка, занимает много времени, не дает возможности укреплять их под разными углами и достаточно полно использовать имеющуюся площадь (или объем) указанных объектов. Чтобы избежать этих недостатков были сконструированы пластинчатая и решетчатая кассеты соответственно для буйев и кронштейнов /Ильин, 1981/.

Наши исследования проводились на отдельных буйковых станциях и полигонах (2-19 точек). Расстояния между буйами - от одной мили до нескольких десятков (редко больше) миль. В одной точке полигона могла выставляться серия буйковых станций, сменяющих 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 - "этап исследований".

Изучение обрастания на полигонах требует больших затрат времени, сил, финансов, поэтому эти исследования имели попутный характер часто вне плана экспедиций. Несколько буйев и большая часть опытных образцов были потеряны, частично по неизвестным причинам.

Пробы океанического обрастания брались обычно с площадки 10x10 см в местах с наибольшими размерами обрастания (при возможности с частью субстрата), в некоторых случаях - с части или всего объекта. При необходимости брались дополнительные количественные и качественные пробы.

Площадь специально экспонируемых поверхностей, была, как правило, в несколько кв. дм. Обычно употреблялись 2-3 пластины площадью от 1 до 8 дм² (из древесины, нетоксичного пенопласта, оргстекла и иных материалов), черного и белого цвета, вертикально и горизонтально расположенных.

Пробы обрастания фиксировали 75% (96%) этиловым спиртом-ректификатом или 4-5% (10%) нейтрализованным формалином с последующим их переводом в 75% спирт по общепринятой методике.

Организмы, после обсушивания фильтровальной бумагой, 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* измеряли длину капитулума, у некоторых особей - его ширину и общую длину тела, у *Balanidae* - кариноростральный диаметр и высоту раковины, у *Desaroda* - наибольшую длину карапакса, у *Polychaeta* и *Gastropoda* - 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 факторов среды. Показатели большинства абиотических факторов среды определялись (на буйковых станциях или вблизи них) и обобщались соответствующими специалистами общепринятыми методами. (Основные данные - из отчетов рейсов НИС, некоторые - представлены Л.И.Галеркиным, Г.Н.Ивановым-Францкевичем, Ю.С.Георгиевым, В.Г.Нейманом.) В необходимых случаях эти показатели интерполировались.

Глубины погружения экспериментальных объектов были жестко predeterminedены условиями океанографических работ. Пробы обрастания брались, как правило, на буях от 0 до 3 (5) м через один метр и с поверхностей, фиксированных на стандартных глубинах: 15(25), 50 (75), 100 (125). Поверхности, фиксированные ниже (от 150 (175) – 500 (4500) м), как правило, визуально изучались при поднятии их на борт судна.

Для изучения распределения расселительных стадий организмов обрастания ловили планктон (пробы взяты по нашей просьбе или предоставлены в наше распоряжение) и плейстон по общепринятым и модифицированным методикам замыкающей сетью ДжОМ (иногда Джеди), тралами (ПТ-1 /Савилов, 1968/, ПТ-2 /Кузнецова, Ильин, 1980/) на горизонтах, как правило, 0 и 10-0, 25-0, 50-0, 75-0, 100-0, 200-0 м соответственно. Эти пробы просматривали под микроскопом МБС и выбирали личинок Lepadidae. Личинок определяли до вида или рода.

Анализ материала. При сравнении данных, как правило, использовали показатели (или соответствующий пересчет) плотности и биомассы обрастания на 1 дм². Для анализа скорости роста Lepadidae использовали наиболее корректный показатель - прирост длины их капитулула.

Было проведено концептуальное моделирование обрастания, с учетом наших и иных данных, теорий, гипотез и аналогий. Наиболее приемлемым для задач исследований оказалось применение блок-схем биоценологических связей обрастания. Для установления зависимости обрастания от факторов среды проведен факторный анализ данных математически непланируемых полигонных исследований. Была построена математическая модель океанического обрастания на глубине 1-3 м.

ГЛАВА 2. СОСТАВ ОКЕАНИЧЕСКОГО ОБРАСТАНИЯ

Океаническое обрастание представлено сравнительно небольшим числом видов Algae, Coelenterata (Hydrozoa), Annelida (Polychaeta), Mollusca (Gastropoda), Tentaculata (Bryozoa), Arthropoda (Cirripedia, Amphipoda, Decapoda) и в систематическом отношении плохо изучено. Надо полагать, что видов в нем намного меньше, чем в прибрежном обрастании,

насчитывающим несколько тысяч видов /Marine fouling..., 1952; Тарасов, Зевина, 1957; Зевина, 1972, 1982; Ильин, 1976, 1977, 1983а, 1992г/.

Cirripedia в океаническом обрастании представлены Lepadidae с родами: Alepas*¹⁾ (A. navigator, A. pacifica, A. pellucida, A. spectrum, A. univalis); Conchoderma (C. auritum, C. indicum*²⁾, C. virgatum); Dosima (D. fascicularis, D. guanamuthui); Lepas (L. anatifera, L. annabellae*³⁾, L. anserifera, L. atrocollis, L. australis, L. bengalensis, L. beringiana, L. elongata, L. gogolovi, L. hillii, L. indica, L. mehdi, L. nonfurcata, L. pacifica, L. pectinata, L. tennivalvata*⁴⁾, L. testudinata) (* - на неживых субстратах не встречен) /Broch, 1922; Ильин, 1977, 1983а, 1987а, 1992г; Мэмми, 1980, 1982, 1983; Зевина, 1982, 1994 и др./.

Подавляющая часть сообществ твердых субстратов - виды этого семейства (в основном, C. auritum, C. virgatum, L. anatifera, L. anserifera, L. australis, L. beringiana, L. hillii, L. pectinata, L. testudinata). Доминанты - C. virgatum и L. anatifera. В обрастании фиксированных субстратов мы отмечали до 5-ти видов Lepadidae на одном объекте, в подавляющем большинстве случаев - 1-2 вида.

На буях мы находили виды иных таксонов: Campanularia gracilis (Hydrozoa), Amphinome rostrata (Polychaeta), Fiona pinnata и Scyllaea pelagica (Gastropoda), Planes minutus (Decapoda) Плотность хищников обычно невелика (1-5 особей на площади буйа в несколько кв. метров), но плотность Decapoda (частично определенные особи - P. minutus) достигала 20-30 экз./буй.

В рассматриваемых сообществах Lepadidae почти всегда превосходят все остальные вместе взятые виды по плотности и биомассе (табл. 3). Суммарно у Lepadidae за 28 суток экспонирования эти показатели - 169 экз./дм² и 86,5 г/дм² и близки к таковым у прибрежного обрастания. На плавнике /Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1981/ плотность Lepadidae (в основном, циприсы) достигает 923 экз./дм².

Таблица 3. Плотность и биомасса Lepadidae на фиксированных субстратах¹⁾

Вид	Плотность, экз./дм ²	Биомасса, г/дм ²	Экспонирование субстратов, сутки	Литературный источник
C. auritum	36	3,99	20	Ильин, 1983а
C. virgatum	155	80,8	30	То же
L. anatifera	12	5,50 ²⁾	23	То же
L. anserifera	31	6,55	25	То же
L. australis ³⁾	171	1,95	между 27 и 38	Кузнецова, Неуронов, 1986
L. hillii	2	0,84	28	Ильин, 1983а
L. pectinata ⁴⁾	10	0,20	4	Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976

¹⁾ Максимальные показатели, ²⁾ время экспонирования - 19 суток, ³⁾ на буге (около 2 м²); ⁴⁾ на 1 м²

Это доминирование Lepadidae отмечено в сообществах и на фиксированных субстратах, и на других объектах, находящихся вдали от берегов и мелководья неопределенно долгое время.

Взаимодействие компонентов исследуемых биоценозов представлено в виде блок-схемы на рис. 1. Ее биологические составляющие могут быть отображены качественными (виды) и количественными (плотность, биомасса, калории) показателями.



Рис. 1. Блок-схема важнейших биоценологических связей океанического обрастания. — — — — — положительные связи, - - - - - отрицательные связи

На виды Lepadidae гипотетически может воздействовать огромное количество факторов. Число же функционально важных факторов не столь уж велико и вполне обозримо. На рис. 2 представлена блок-схема взаимодействия циприсов Lepadidae во время их оседания и основных факторов среды.

ГЛАВА 3. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ

Субстрат. Все изученные виды Lepadidae отдают предпочтение определенным материалам (табл. 4). В Аравийском море обрастание Lepadidae пластин из оргстекла почти всегда отсутствовало или было незначительным. На пенопластовых же бужах и эмалевом покрытии приборов оно было близко к максимальным величинам /Ильин и др., 1976/. На других полигонах обрастание Lepadidae этих объектов также было наибольшим по сравнению с иными субстратами. Эта избирательность может быть представлена рядом по степени уменьшения плотности и биомассы обрастания *S. virgatum*: пенопласт (белый неокрашенный и

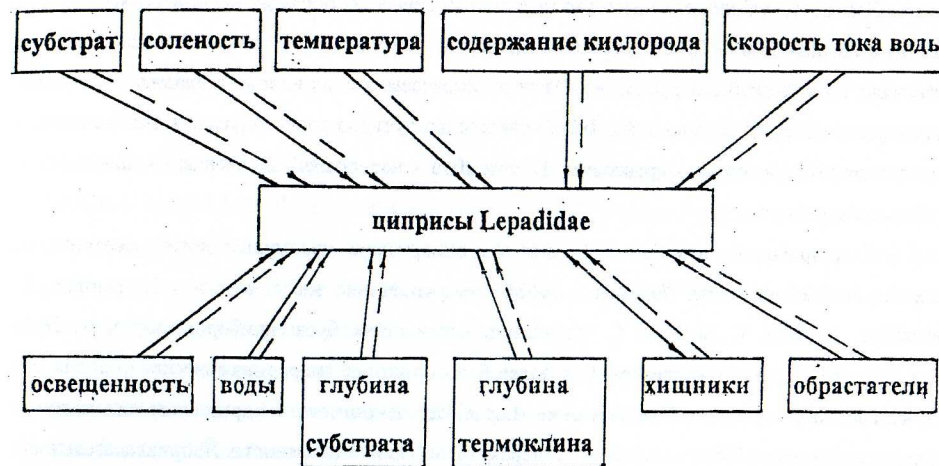


Рис. 2. Блок-схема функционально важных факторов оседания циприсов Lepadidae. Условные обозначения см. рис. 1.

покрытый суриком) — белое эмалевое покрытие металлических приборов — неокрашенная сталь — оргстекло.

Таблица 4. Обрастание *S. virgatum* субстратов

Район	Г	Э	Фиксированные субстраты ¹⁾									
			Д	ПП	ОГ	ОШ	С	Т	СП	К	ВП	
Центральный район (1970 г), Атлантический океан	15-25	12	+		+	+	-					
	25-50	9	+		-	-	-					
Южнее Бенгальского залива	ок. 70-90	8	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
Андаманское море	9-22	5	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Банка Назарет ²⁾	2	4	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Северо-западнее Австралии ²⁾	20-25	4	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-

¹⁾ Г - глубина, м; Э - время экспонирования, сутки; площадь субстратов - от 0,9 до 9,0 дм²; Д - древесина; ПП - пенопласт ПСБ-С белый; ОГ - оргстекло гладкое бесцветное; ОШ - оргстекло бесцветное штрихованное; С - стекло; Т - титан; СП - стеклопластик полиэфирный коричневый; К - сталь, покрытая коричневой краской ЭЖС-40; ВП - винипласт коричневый; ²⁾ Lepadidae juv.; ³⁾ пенопласт ПСБ-С?

Основной обрастатель "нефтяных агрегатов" - *L. pectinata*. На них плотность и биомасса иных видов Lepadidae обычно значительно меньше или они отсутствуют /Дихон-Луканина, Солдатов, Кузнецова, Ильин, 1976; Зевина, Мэмми, 1981; Синицин, Резниченко, 1981; Ельфимов, Зевина, Шалаева, 1995/. Но это предпочтение вполне может быть объяснимо обычно меньшими размерами рассматриваемого субстрата (см. ниже).

Плотность и биомасса Lepadidae на наших деревянных образцах были нередко близки к таковым показателям на буйях и покрытии приборов. Наибольшее обрастание Lepadidae обычно отмечали и на плавающей древесине. Частота встречаемости их видов на плавнике (пассивно плавающих объектах /Резниченко, 1978/) свидетельствует, согласно литературным данным, о предпочтении *L. anatifera* - древесины, *L. anserifera* - водорослей, *L. pectinata* - древесины и нефтяных агрегатов.

У циприсов *L. anatifera* и *L. australis* обнаружено преимущественное оседание на шероховатой поверхности /Skerman, 1958/. Эту ругофилию мы отмечали у *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *C. auritum*, *C. virgatum* в неровностях буюв, приборов, образцов. Надо полагать, что эти неровности создают более благоприятные гидродинамические условия для изученных обрастателей. Предпочтение Lepadidae пенопласта и древесины возможно в значительной мере обусловлено именно шероховатостью их поверхности. Непривлекательность для *C. virgatum* нержавеющей стали, оргстекла и стекла вполне объяснима тем же.

Значительное влияние на многих обрастателей оказывает цвет. Так, на черных пластинках плотность Balanidae была вдвое больше, нежели на белых. Негативное действие цвета элиминировалось уже после непродолжительного экспонирования субстрата /Visscher, 1928; Edmondson, Ingram, 1939; Pomerat, Reiner, 1942; Зевина, 1972/. Нами отмечено предпочтение *C. virgatum* черного цвета белому (экспонирование 18 и 28 суток). Соответствующая разница: по плотности - в 2-5, биомассе - в 5-7 раз.

Некоторые прибрежные обрастатели предпочитают вертикальные поверхности горизонтальным, например, *B. balanoides* (Balanidae) /Bourget, Bergeron, 1986/. Соответствующую разницу мы отмечали у *C. virgatum* при экспонировании 21 сутки в восточно-экваториальном районе Атлантики: большая плотность и биомасса, более раннее оседание циприсов. Вероятно, это обусловлено гидродинамическими условиями.

Величина площади субстратов - важнейший фактор для Lepadidae. Так, *L. fascicularis* нуждается в субстрате минимального размера и только для прикрепления циприсов /Зевина, 1982/. *L. pectinata*, можно полагать, не имеет явной избирательности субстратов по площади. Во всяком случае, именно он преимущественно встречен на "нефтяных агрегатах" - субстрате почти всегда небольших размеров (см. выше). Мы неоднократно обнаруживали меньшее обрастание *C. virgatum* и видами *Lepas* (или вообще его отсутствие) пластин около 2 дм² из обычно хорошо обрастающих материалов по сравнению с океанографическими приборами площадью приблизительно 2 м², покрытыми белой гладкой эмалевой краской, т.е. факторы шероховатости и цвета могут отступать на второй план по сравнению с размерами субстрата. Правда, циприсы Lepadidae, помимо предпочтения больших субстратов, имеют большую возможность оказаться рядом с ними, нежели с меньшими по площади.

Температура воды. Обросшие Lepadidae субстраты обнаружены в широком температурном диапазоне. Так, *C. auritum* и *L. anatifera* встречены от 0° до 27-29° С /Зевина, 1971 и др./. Наиболее толерантен к низкой температуре *L. australis*. Он оседал при 4,2° и метаморфизировал при температуре выше 4,4° /Кузнецова, Неуронов, 1985, 1986/, а также при 12,5-15,8 ° /Skerman, 1958/. Соответственно (согласно нашим и литературным данным) *L. anserifera* - при 24,1-28,0°, *L. anatifera* - при 16,9-26,1°. Температурные пределы оседания и развития рассмотренных видов Lepadidae бесспорно шире (исключая, пожалуй, *L. anatifera* и *L. australis*), нежели известные в настоящее время. Lepadidae занимают большую часть "температурной ниши" пелагиали Мирового океана.

Скорость роста у пойкилотермных животных увеличивается при повышении (до определенных пределов) температуры воды. Соответственно, на наших полигонах капитулумы *L. anatifera* при 15° достигали длины 23-25 мм за 69 суток, при 21-28° - за 40 суток и менее. Капитулумы *C. virgatum* - 20 мм при 24-25° и 24-27° за 25 и 18 суток соответственно. *P. minutus*, *A. rostrata*, *F. pinnata* найдены при около 24°.

Соленость воды. При солености менее 22‰ Lepadidae, исключая *D. fascicularis*, не могут жить длительное время /Зевина, 1982/. На судах в Черном море часто находили *C. virgatum* и *L. anatifera*, где они существуют неопределенное время при солености менее 20‰, но не наблюдали все стадии их развития. На фиксированных субстратах мы обнаружили Lepadidae при солености: *C. auritum* - 35,5-36,5‰, *C. virgatum* - 31,9-37,2‰, *L. anatifera* - 35,5-37,2‰, *L. anserifera* - 36,1-36,5‰, *L. australis* - 33,7 -34,1‰ /Кузнецова, Неуронов, 1985/, *L. hillii* - 35,7-36,5‰, *L. pectinata* - 37,1-37,2‰. Соответственно, *P. minutus*, *A. rostrata*, *F. pinnata* - при солености около 36,5‰.

Содержание растворенного кислорода. Виды Thoracica, как правило, нуждаются в значительном содержании кислорода в воде. *C. virgatum* на буйковых станциях мы отмечали при 43,8-109,1%, *C. auritum* - 98,0-104,1%, *L. anatifera* - 91,1-109,1%, *L. anserifera* - 91,1-101,5%, *L. hillii* - 95,4-103,6%, *L. pectinata* - 102,9-109,1% кислорода в воде. *P. minutus*, *A. rostrata*, *F. pinnata* - соответственно при 101,3; 95,4-101,5; 101,3%.

Освещенность. Возможно, влияние освещенности на Lepadidae не менее значительно, чем на Balanidae. Науплиусы Lepadidae (*D. fascicularis*, *L. anatifera*, *L. pectinata*) ночью встречены у поверхности воды в 2-12 раз чаще, чем днем /Roskell, 1975/. Диапазон вертикальных миграций циприсов *L. anatifera* и *L. pectinata* близок к максимальным для зоопланктона величинам /Conway, Ellis, Humpheryes, 1990/. Не исключено, что одна из причин этих перемещений - интенсивность освещенности. Наибольшее оседание, развитие и рост Balanidae почти всегда отмечены при меньшем освещении. *L. anatifera*, *L. australis*, *C. virgatum* предпочитают менее освещенные места /Skerman 1958; Fernando, Romamoorthi, 1974/. *L.*

pectinata мало чувствителен к свету /Anderson, 1980/. *C. auritum* и *C. virgatum* - эпибионты *Cetacea* - выдерживают пребывание в темноте на большой глубине. В исследовательской цистерне и фильтрах забортной воды НИС "Изумруд" мы обнаружили особей *Lepadidae*, осевших и метаморфизирующих в полной темноте. На фиксированных субстратах *C. virgatum* несколько недель росла и развивалась на глубине 100 и 125 м /Ильин, 1977, 1992/.

Глубина. Чуть ли не до последнего времени фактор глубины обычно не рассматривался в публикациях из-за незначительности имеющейся информации. Мы впервые сравнительно полно исследовали вертикальное распределение (от 0 до 4500 м) видов *Lepadidae*, их плотности, биомассы и скорости роста (рис.3, табл. 5, 6).

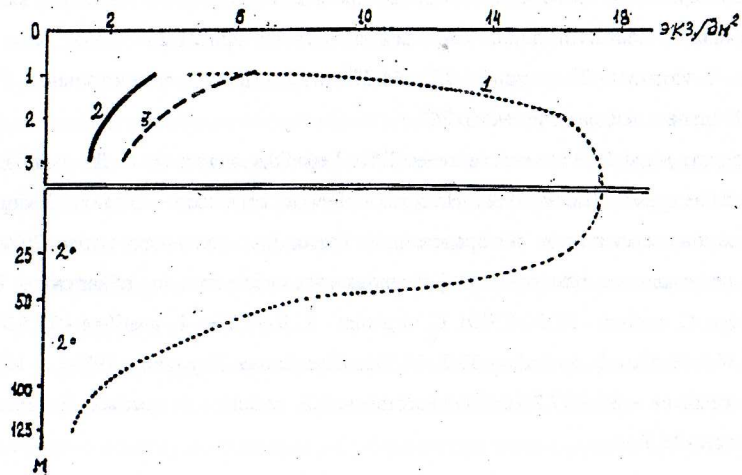


Рис. 3. Вертикальное распределение *Lepadidae*. Центральный район (1970 г) Атлантического океана. 1 - *C. virgatum*, 2 - *L. anatifera*, 3 - *L. anserifera*.

L. anatifera обнаружена преимущественно в слое 0-3 (4) м, наибольшие скопления - в слое 0-1 м. Ее максимальная биомасса в центральном районе (1970 г) Атлантики на глубине 4 м была в 10 раз меньше, чем на 1 м. Плотность и биомасса *L. anatifera* заметно отличаются в пределах нескольких дециметров. На горизонте 0-1 м в центральном районе Атлантики мы отмечали "пояс" *L. anatifera* шириной около 0,5 м, в Саргассовом море - "пояс" *L. anatifera* и *L. anserifera* на глубине 0,3-0,5 м. Восточнее Японских о-вов чуть ниже 0 м обнаружена /Резниченко, 1981/ «узкая анатиферная кайма над ансериферной полосой». Лишь единично *L. anatifera* находили на глубинах 25, 50, 75 м /Долгопольская и др., 1970; Ильин, 1983/.

С увеличением глубины уменьшаются встречаемость и плотность *L. anserifera*. Он не найден ниже 3-4 м нами в центральном районе (1970 г) Атлантики и в Саргассовом море,

восточнее Японских о-вов (1974 г) /Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1980/, но был обнаружен у США в слое 0-19,5 м /Marine fouling..., 1952/ и восточнее Японских о-вов (1975 г) на глубине 10 м /Резниченко, 1981/.

Плотность и, соответственно, биомасса *L. hillii* в слое 1-3 м (центральный район Атлантики) очень уступают аналогичным показателям *L. anatifera* и *L. anserifera*. В западно-экваториальном районе (1974 г) того же океана *L. hillii* отмечен на глубине 2 м, на 15,25,50 м - не найден /Ильин, Кузнецова, Егорихин, 1980; Ильин, 1983а, 1986/.

L. beringiana, *L. pectinata*, *L. testudinata* обнаружены лишь на глубине около 0 м. *L. australis* оседал и развивался в слое воды 0-2,5 м.

Вертикальное распределение *C. auritum* заметно отличается от распределения рассмотренных видов. На буях до наших исследований она вообще не отмечалась. *C. auritum* в центральном районе (1970 г) Атлантики отсутствовала на глубинах до 2-х м, на 2-3 м встречалась единично, на 25 м и ниже - опять не обнаруживалась. В западно-экваториальном районе (1974 и 1979 гг.) того же океана мы отмечали ее в слое 0-2 м (максимальная плотность - 36 экз./дм²) и на глубине 15 м (3-7 экз./дм²). На глубинах 25, 50 м (1974 г) *C. auritum* отсутствовала. Исключительно редко она отмечалась нами на глубине 25 м в Саргассовом море и в центральном районе (1970 г) Атлантики и однажды - на глубине 71 м в восточно-экваториальном районе того же океана.

C. virgatum выделяется среди других видов *Lepadidae* особенностями и, казалось бы, большой неопределенностью вертикального распределения. Мы этот вид в значительном количестве обнаружили от поверхности воды до 50 м. Распределение его средней плотности в центральном районе Атлантики: увеличение количества животных до 25 м, затем плавное его

Таблица 5. Глубина обнаружения *Lepadidae* на фиксированных субстратах

Вид	Глубина, м		Литературный источник
	преимущественно	макс.	
<i>C. auritum</i>	1-15	71	Ильин, 1983а
<i>C. virgatum</i>	0-50 ¹⁾	125 и 150 ²⁾	Ильин, 1983а и MacIntyre, 1966
<i>L. anatifera</i>	0-3 ¹⁾	50 и 75	Долгопольская и др., 1970 и Ильин, 1983а
<i>L. anserifera</i>	0-4 ¹⁾	19,5 и 50	Marine fouling..., 1952 и Резниченко, 1981
<i>L. australis</i>	0-2,5		Кузнецова, Неуронов, 1985;
<i>L. beringiana</i>	около 0		Тарасов, Зевина, 1957; Турпаева и др., 1981
<i>L. hillii</i>	1-3 ¹⁾	25	Ильин и др., 1978
<i>L. pectinata</i>	около 0		Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976; Турпаева и др., 1981
<i>L. testudinata</i>	около 0		Skerman, 1958

¹⁾ Наши данные; ²⁾ Conchoderma (почти наверняка *C. virgatum* - И.И.)

снижение до их исчезновения на глубине 150 м. *C. virgatum* мы многократно не находили на глубинах 125, 100, 75, 50 м при обнаружении ее ближе к поверхности воды (см. ниже).

C. gracilis обнаружена нами в слое воды 0-около 3 м. *A. gostrata*, *F. pinnata*, *S. pelagica*, *P. minutus* найдены в слое 0-5 м и не отмечались на глубинах 15, 25 м и ниже.

Динамика вод. Для океанического обрастания особенно важна скорость тока воды, которая определяет возможность оседания планктонных стадий, удержания организмов на субстрате, снабжение их пищей и кислородом и др. Все это обуславливает состав сообществ, плотность организмов, степень их развития, скорость роста и биомассу.

L. anatifera в стоячей воде впадает в летаргическое состояние и умирает /Patel, 1959/. Это мы наблюдали и у *C. virgatum*. Максимальная скорость течения, при которой оседает *Conchoderma* - 6,75 м/с /Зевина, 1994/. Мы находили *C. virgatum*, *L. anatifera* при скорости течения 0,1-1,3 м/с. Максимальные плотность и биомасса обнаружены на атлантическом западно-экваториальном полигоне в 1974 г у *C. auritum*, а в 1979 г - у *C. virgatum* и суммарно у *Lepadidae*. Это, возможно, было обусловлено большой скоростью течения, которая там превышала 1,3 м/с. *Lepadidae* выживают на судах /Зевина, 1994; Звягинцев, 1999; наши данные/, ходивших со скоростью 8 м/с и более.

Важнейшая особенность Мирового океана - движения вод, и только их общая циркуляция поддерживает его и, следовательно, океаническое обрастание в стационарном состоянии. Она характеризуется большим количеством пространственно-временных элементов:

Таблица 6. Вертикальное распределение биомассы (г/дм²) *Lepadidae* (сутки - время экспонирования). Атлантический океан

Район	Сутки	Глубина, м							
		1	2	3	4	25	50	100	125
<i>C. virgatum</i>									
Центр. район (1970 г)	21-25	0,58	2,50	6,08		8,46	6,74	1,61	0,06
Зап.-экв. район (1974г)	20-21		11,40			6,06	0,63	0	
Тунисский пролив	14	0,14					0		0
<i>L. anatifera</i>									
Центр. район (1970 г)	19-24	5,50	1,70	0,81	0,56		0	0	0
Зап.-экв. район (1974г)	20-21		0,13			0	0	0	
Тунисский пролив	14	ок.0,1				0	0	0	0
<i>L. anserifera</i>									
Центр. район (1970 г)	21-25	6,55	4,49	2,41	2,50	0		0	0
<i>L. hillii</i>									
Центр. район (1970 г)	21-28	0,21	0,28	0,84	0	0	0	0	0

турбулентность, движение меандров и вихрей, разнообразные течения, внутренние волны, изменения положения термо - и пикноклина. Многие из рассматриваемых особенностей обрастания *Lepadidae* обусловлены именно перемещениями вод.

Неровности субстрата изменяют направление и интенсивность токов воды, создающих менее или более благоприятные условия для обрастателей. Часто наблюдаемые при поселении и развитии обрастателей "краевой эффект", предпочтение определенной конфигурации или положения в пространстве поверхности также обусловлены гидродинамическими процессами малого масштаба.

Пример влияния мезомасштабной циркуляции - совпадение времени максимума оседания личинок *L. anatifera* на буи с подъемами вод в Саргассовом море. Они происходили на небольших участках, часто протяженностью менее 39 миль. Массовое оседание *L. anatifera* соответствовало выносу циприсов в поверхностный слой воды /Турпаева, Ямпольский, 1979/. Мы обнаружили почти полное соответствие максимальной глубины обрастания и верхней границы термоклина - *C. virgatum*, как правило, была найдена выше ее (табл. 7).

Анализируем распределение обрастания (*C. virgatum*, *L. anserifera*) и динамику водных масс на аравийском полигоне 1967 г.

В январе-феврале (экспонирование субстратов 11-15 суток 24.01-18.02.) северо-западная часть полигона была занята аравийской водной массой с соответствующими океанографическими характеристиками. В восточной его части находились приэкваториальные воды с иными характеристиками. Условия среды на полигоне были вполне благоприятны для *Lepadidae*. Соответственно, весьма значительное обрастание было в шести точках полигона. Однако в т. D (его восточная часть) обрастание не обнаружено, что могло быть обусловлено только отсутствием в воде циприсов, готовых к оседанию. Таким образом, аравийская водная масса акватории полигона их содержала, а в приэкваториальных водах циприсы отсутствовали. В марте (экспонирование 13-17 суток 9-28.03) характеристики вод заметно изменились. Геострофические составляющие течений во всех точках полигона имели преобладающую северную направленность, кроме т. F (его северная часть), где они могли иметь южную направленность, что подтверждает оставшаяся там наименьшая на полигоне температура. На буйе в т. F оседание *Lepadidae*, судя по размерам обрастателей, началось не позднее 20-22 марта. Надо полагать, что в остальных шести точках, где обрастание не обнаружено, находились приэкваториальные воды, не содержащие циприсов *Lepadidae*, готовых к оседанию. Точка F, скорее всего, находилась в аравийских водах, их содержащих

Подобной циркуляцией вод с личинками *L. anatifera* объяснимо и массовое океаническое обрастание в закрытой Наваринской бухте Ионического моря /Ильин, Полтаруха, Руколь, 2000/.

Нечто близкое к обнаруженному в Аравийском море, но "в вертикальной проекции" мы обнаружили на западно-экваториальном (1974 г) атлантическом полигоне (рис. 4). Там находились водные массы поверхностного Южного пассатного течения и подповерхностного

Таблица 7. Верхняя граница термоклина и глубина обрастания *S. virgatum*

Район	Пределы границы термоклина, м ¹⁾	Макс. глубины обнаружения <i>S. virgatum</i> , м	Последующая глубина исследований, м
Центр. район (1970 г) Атлантики	60-110	50, 100, 125	150
Зап.-экват. район (1974 г) Атлантики	30-70	25, 50	75
Аравийское море	50-80	25, 50, 80 ²⁾	100
Южнее Бенгальского залива ³⁾	60-100	около 100	около 110
Северо-западнее Австралии	40	25 ⁴⁾	50

¹⁾ данные отчетов рейсов НИС, кроме района (личное сообщение Ю.С.Георгиева) южнее Бенгальского залива; ²⁾ *S. virgatum* (?); ³⁾ фиксированный дрейфующий буй; ⁴⁾ *Lepadidae* juv.

восточного противотечения Ломоносова. Условия для оседания и развития *Lepadidae* были вполне благоприятны и в водах пассатного течения, и в верхней части течения Ломоносова. Во всех точках полигона (экспонирование субстратов 13-20 суток 26.07-15.08 на 2, 15, 25, 50, 75 м и ниже), кроме точки R20, *S. virgatum* была обнаружена до 25 м и отсутствовала на глубине 50 м. В указанной точке обрастатель найден и на глубине 50 м. Граница раздела между двумя течениями на полигоне, исключая точку R20, - в среднем 30-40 м. В точке R20 - наибольшая глубина проникновения Южного пассатного течения.

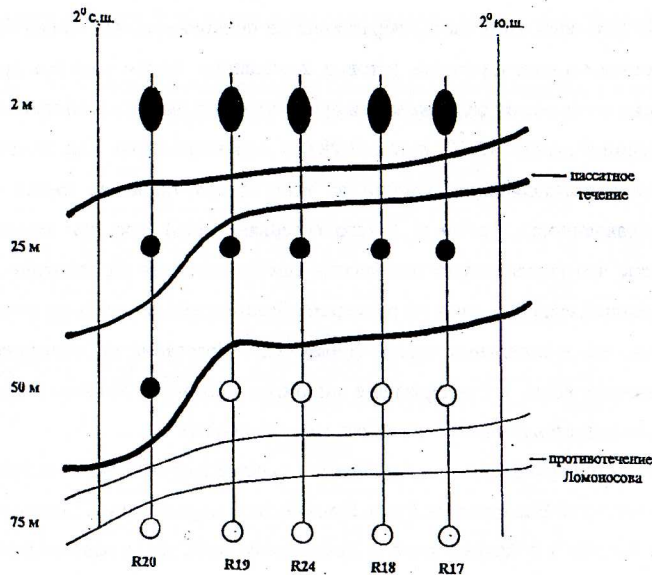


Рис. 4. Приуроченность обростания к определенным водам. Западно-экваториальный район (1974 г) Атлантического океана (по: Ильин, Кузнецова, Егорихин, 1978). ● – обростание *Lepadidae*, ○ – обростание отсутствует

Географический фактор. Этот фактор обычно рассматривается как комплекс условий (температура, соленость, трофика и динамика вод, внутри- и межвидовые отношения) обитания океанического обрастания. В распределении его видов большое значение имеет перенос их движущимися объектами: плавником, судами, организмами. Это в значительной степени нивелирует состав обрастания в разных акваториях.

Наиболее представительны в видовом отношении Тихий и Атлантический океаны. В Тихом океане, соответственно имеющимся литературным и собственным данным, на фиксированных субстратах отмечались *S. auritum*, *S. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. australis*, *L. berengiana*, *L. pectinata*, *L. testudinata*. В Атлантике - *S. auritum*, *S. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *L. pectinata*. В Индийском океане - *S. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*. В Северном Ледовитом и Южном океанах, где исследовано очень мало фиксированных объектов, - *Conchoderma* и *L. australis* соответственно.

Состав океанического обрастания в разных районах, даже близко расположенных, обычно заметно отличается. Но на восточно-экваториальном и центральных полигонах (1970, 1985 гг.) Атлантики и полигонах восточнее Японских о-вов (1974, 1975 гг.) он отличался лишь отсутствием одного из видов *Lepadidae* при общих 3-4-х видах /Резниченко, 1981; Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1981; Ильин, 1983а; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, 1992/. В районах мы обычно находили 1-3, редко 4-5 видов *Lepadidae*, из 9-ти, обнаруженных на фиксированных субстратах. Почти во всех районах, где было обрастание, найдены *L. anatifera* и (или) *S. virgatum*. Очень различны по нашим наблюдениям в разных районах плотность, биомасса, скорость роста *Lepadidae*. Так, у *S. virgatum* максимальная плотность (экспонирование 2 недели) в Тунисском проливе - 2 экз./дм², а в западно-экваториальном районе (1979 г) Атлантики (экспонирование 4 недели) - 155 экз./дм². Максимальная биомасса - 0,14 и 80,8 г/дм² соответственно. В части районов на фиксированных субстратах мы обнаружили представителей иных таксонов (табл. 8).

При близких по времени исследованиях в одном районе с небольшой площадью и малыми колебаниями условий среды, обрастание, казалось бы, должно было быть достаточно однообразным по качественному составу. Действительно, *S. auritum*, *S. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *S. gracilis* найдены во всех точках части полигонов (табл. 9, 10). Но многократно некоторые виды на всем полигоне мы не обнаруживали. Соответственно, обрастание *Lepadidae* в разных точках одного полигона нередко отличалось по видовому составу. Подвижные виды обрастания во всех точках не отмечались нами ни на одном из полигонов (см. табл. 9, 10).

Временной фактор. Показатели *Lepadidae* во многом определяют условия питания, как правило, заметно изменяющиеся со временем. Сопоставим сезонные изменения фитопланктона

/Зернова, 1976, 1977, устное сообщение/ и скорости роста Lepadidae в центральном районе (1970 г) Атлантического океана. Март-часть апреля характеризовались небольшой плотностью

Таблица 8. Видовой состав океанического обрастания на фиксированных субстратах в различных районах Мирового океана¹⁾

Район	Вид									
	<i>C. auritum</i>	<i>C. virgatum</i>	<i>L. anatifera</i>	<i>L. anserifera</i>	<i>L. hillii</i>	<i>A. rostrata</i>	<i>P. minutus</i>	<i>C. gracilis</i>	<i>S. pelagica</i>	<i>F. pinnata</i>
Саргассово море (2 этап)	+	+	+	+	-	-	+?	+ ²⁾	+	-
Центральный район (1970 г) Атлантики	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
Севернее Маскаренских о-вов	-	-	+	-	-	-	+?	-	-	-
Северо-западнее о-вов Фиджи	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-

¹⁾ Представлены данные о районах, в которых обнаружены иные, помимо Lepadidae виды, ²⁾ неопределенные Hydrozoa

водорослей. В конце апреля-мае повысилось содержание биогенных веществ у поверхности, что обусловило увеличение численности фитопланктона, пригодного для питания обрастателей. Прирост капитулулов *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera* в конце апреля-мае по сравнению с концом февраля-марте увеличился с 0,52-0,68 до 0,71-0,95 мм/сутки. В Саргассовом море в ноябре-декабре по сравнению с июлем-сентябрем увеличился прирост капитулулов *L. anatifera* и *L. anserifera* - с 0,4-0,5 до 0,6 мм/сутки. Их максимальная биомасса в ноябре-декабре была в 8-12 раз больше, чем в июле-сентябре. *C. virgatum* была обнаружена в июле-августе и в августе-сентябре в 6-ти и 9-ти точках полигона, а в ноябре-декабре - всего в 2-х из 15-ти точек. Там же, соответственно только зимой, обнаружена *S. pelagica*. На полигоне в центральном районе (1970 г) Атлантики *A. rostrata* и *P. minutus* в марте нами не обнаружены во всех 10 точках, но в мае найдены: *A. rostrata* - в 4-х, а *P. minutus* (включая неопределенные Decapoda) - в 11-ти точках полигона из 19-ти.

Анализ наших данных показал отсутствие зависимости между продолжительностью экспонирования и обнаружением Lepadidae на субстратах: они отмечены в различных районах на части буев после 4-7 суток экспонирования, но на некоторых из них отсутствовали после 11-26 суток. Отсутствовала также зависимость между видовым разнообразием Lepadidae и временем экспонирования (7-25 суток) субстратов на атлантических полигонах: тунисском, западно-экваториальном (1974 г) и центральном (1970 г). Не найдена зависимость обнаружения

Таблица 9. Распределение Lepadidae на полигонах. Атлантический океан

Вид	Точки																	
	Центральный район (3 период исследований: 8.04-14.05.1970), слой 0-25 м																	
	1	2	4	6	10	16	18											
<i>C. auritum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-										
<i>C. virgatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+										
<i>L. anatifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	-										
<i>L. anserifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+										
<i>L. hillii</i>	-	+	+	+	-	-	-	-										
Западно-экваториальный район (2 период исследований: 26.07-15.08.1974), слой 0-50 м																		
	R17	R18	R19	R20	R24													
<i>C. auritum</i>	+	+	+	+	+													
<i>C. virgatum</i>	+	+	+	+	+													
<i>L. anatifera</i>	-	-	+	-	-													
<i>L. hillii</i>	+	+	-	-	+													
Саргассово море (2 период исследований: август-сентябрь 1977 г), слой 0-50 м																		
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	Н	О	П	Р	С	Т	У
<i>C. auritum</i> ¹⁾	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. virgatum</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>L. anatifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. anserifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

¹⁾ 4 период исследований (ноябрь-декабрь 1977 г), слой 0-25 м

P. minutus, *A. rostrata*, *S. pelagica*, *F. pinnata* от времени (3-6 недель) экспонирования субстратов.

Соответственно обрастанию Lepadidae в результате появления различных водных объемов, рассматриваемые сообщества включают в себя обрастателей разного возраста. Их временной ряд (и появление на субстрате иных организмов), обусловлен, в частности, биогенными факторами, проявляющимися во времени и пространстве. Все это предопределяет большую неравномерность размерного состава Lepadidae на субстратах. Таким образом, сочетание многих "случайных" факторов делают малопродуктивным анализ зависимостей большинства характеристик обрастания от времени экспонирования субстратов.

Рассмотрим некоторые характеристики Lepadidae, связанные со скоростью их роста. О ней обычно судят по длине капитулулов, которой они достигают за определенное время, подразумевая, что циприсы (их длина - приблизительно 1-2 мм) оседают сразу же после появления субстрата в воде. Длина Lepadidae, заметных при осмотре, обычно, не менее 1-2 мм, что, вероятно, соответствует оседанию циприсов не позже, чем за 2-3 суток до осмотра.

Можно считать, что длина капитулулов обрастателей до определенного возраста в приблизительно одинаковых условиях среды примерно соответствует ему. Небольшие величины максимального прироста капитулула отмечены у *L. pectinata* и *L. berengiana* - 0,25 и 0,32 мм/сутки. Эти показатели, не в последнюю очередь, были обусловлены температурой воды (15,8° и 15°) /Тарасов, Зевина, 1957; Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976/. У *L.*

australis при 12,0-15,8° прирост капитулума - 0,50 мм/сутки /Skerman, 1958/. Значительна его величина у *C. auritum*, *L. testudinata* /Skerman, 1958/, *L. hillii* - 0,71; 0,73; 1,06 мм/сутки при 24,6°, 18,8-20,0°, ? соответственно. Экологически близкие виды *L. anatifera* и *L. anserifera* близки и по

Таблица 10. Распределение видов обрастания на полигонах¹⁾

Вид	Сутки	Точки																		
		Центральный район Атлантического океана (4 период исследований: 24.04-02.06.1970 г),																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>P. minutus</i>	9-26	-	+	+	+	+ ³⁾	-	-	-	+	+ ³⁾	-	+	-	-	+ ³⁾	+	-	+ ³⁾	
<i>A. rostrata</i>		-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	
<i>F. pinnata</i> ²⁾	11-24	-	-				-				+		-		-	-	-	-		
Саргассово море (4 период исследований: ноябрь-декабрь 1977 г)																				
<i>S. pelagica</i>	около	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	Л	М	Н	О	Р	С	У			
	40	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	
Северо-западнее о-вов Фиджи																				
<i>C. gracilis</i>	около месяца	1										3					4			
		+										+					+			

¹⁾ Сутки - время экспонирования; ²⁾ 2 период исследований (14.03-12.04.1970); ³⁾ неопределенные *Decapoda*

большой скорости роста - 1,36 и 1,43 мм/сутки при 24,1° и 24,3°. Максимальная скорость роста *C. virgatum* /Annandale, 1909/ больше, чем у остальных видов *Lepadidae* - 1,88 мм/сутки.

Большая скорость прироста капитулума *Lepadidae* обуславливает большой рост их биомассы. Так, по нашим данным, *C. virgatum* с длиной капитулума 2 мм весит менее 2 мг, с длиной 11 мм - более 120 мг, с длиной 22 мм - более 1 г. Соответствующие уравнения для такой зависимости предложены для *C. auritum*, *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. pectinata* /Кузнецова, Морозова, 1980; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, 1992/.

С возрастом рост тела *Lepadidae* замедляется. У *C. virgatum* и *L. anatifera* в центральном районе (1970 г) Атлантики при увеличении экспонирования с 7-11 до 25-28 суток средний максимальный прирост капитулума уменьшался с 1,29 и 1,36 до 0,80 и 0,75 мм/сутки соответственно. Прирост капитулума *L. anserifera* /Evans, 1958/ при экспонировании 8, 40 и 107 суток - 1,00; 0,53 и 0,23 мм/сутки. Абсолютный рост капитулума *Lepadidae* может не снижаться у *L. anatifera* и *L. anserifera* при экспонировании 15-40 суток /Ильин, 1983а, 1986а/. Подобное отмечено у *L. australis* и *L. testudinata*. Относительный прирост капитулумов почти всегда со временем уменьшался. Надо полагать, что большое снижение темпа роста *Lepadidae* должно наблюдаться при линьке, половом созревании, развитии яиц и т.п.

С длиной тела *Lepadidae*, в частности, капитулума, связаны наступление половозрелости, созревание яиц и др. Так, у *L. pectinata* отмечена наименьшая для *Lepadidae* длина нерестающихся особей - 3,5 мм /Цихон-Луканина, Резниченко, Лукашева, 2001/.

Мы попытались установить степень влияния (вероятность 0,95; 0,99; 0,999) на *C. virgatum* времени экспонирования субстрата (9-15, 17-22, 23-26 суток), глубины его погружения (3, 25, 50, 100 м), сезона (конец февраля-март и конец апреля-май), проведя дисперсионный факторный анализ (методика Н.А.Плохинского /1961, 1970/). Анализировали обрастание на 25-ти буйковых станциях океанографического полигона (непланируемого для изучения обрастания) в центральном районе Атлантического океана (1970 г) /Ильин, 1983а/.

Влияние глубины на плотность *C. virgatum* - 22% с вероятностью более 0,999, что вполне согласуется со снижением плотности с глубиной. Влияние времени экспонирования на плотность *C. virgatum* невелико и недостоверно. Сумма влияния организованных факторов на плотность обрастателя - 43% при вероятности более 0,99. Большая доля влияния неучтенных факторов (57%), надо полагать, в значительной мере определяется изменением количества в воде циприсов, готовых к оседанию, и выеданием *C. virgatum* хищниками. Велика зависимость длины капитулумов от времени экспонирования субстратов (36%), достоверность этой зависимости - наибольшая. Длина капитулумов значительно меньше, чем плотность, зависит от глубины (13%). Достоверность этого - наивысшая. Соответственно, обычно отмечены в среднем несколько большие длины капитулумов на глубинах 25 и 50 м по сравнению со 100 м. Глубина и время экспонирования субстратов, сезон исследований в сумме оказали очень сильное (70%) и в высшей степени достоверное влияние на длину капитулумов обрастателя. Это вполне соответствует нашим предположениям. На биомассу *C. virgatum* наибольшее влияние (вероятность 0,999) оказало время экспонирования (14%) и глубина (12%). Значительно (13% при вероятности 0,999) совместное влияние времени экспонирования и сезона. Суммарное влияние времени экспонирования субстратов, глубины их погружения, сезона на биомассу *C. virgatum* весьма значительно (55%) при наибольшей достоверности.

Таким образом, сумма влияния глубины погружения субстратов, времени их экспонирования, сезона исследований на плотность, биомассу, длину капитулумов *C. virgatum* достигала 43-70% при вероятности от 0,95 до 0,999. Проведенный анализ показал также, что названные показатели *C. virgatum* в значительной степени определяются иными факторами.

В заключение, отметим, что со временем может элиминироваться влияние на *Lepadidae* и других обрастателей некоторых из особенностей субстрата. Например, влияние шероховатости, противообрастательных покрытий и др. Как это отмечено для прибрежья /Зевина, 1972/, надо полагать, и вдали от берегов рано или поздно обрастут все попавшие в воду объекты.

ГЛАВА 4. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ

Исключительно большая неравномерность распределения океанического обрастания в пространстве и во времени обусловлена также внутри- и межвидовыми отношениями организмов обрастания в воде и на субстрате.

Внутривидовые отношения. Факторы, действующие до оседания на субстрат организмов океанического обрастания, во многом его определяют. Так, характеристики рассматриваемых сообществ в решающей степени зависят от распределения в воде расселительных стадий организмов, в частности, готовых к оседанию циприсов *Lepadidae*.

В пробах планктона и плейстона их личинки очень редки. Реже других стадий (как правило, единично) встречаются циприсы. Концентрация личинок небольшая и, как правило, не превышает, по нашим данным, 1 экз./м³ слоя воды, в котором отмечено обрастание. У *Balanidae* же отмечена концентрация личинок более 100 000 экз./м³.

Хорологические данные о личинках *Lepadidae* немногочисленны. Р.С.Шелтема /1975/, анализируя горизонтальное распределение в экваториальной Атлантике науплиусов и циприсов, главным образом, *Lepas* и *Conchoderma*, приходит к выводу, что на неритическую (? - И.И.) природу циприсов указывает отсутствие более ранних науплиальных стадий. Наибольшая концентрация циприсов (вероятно, *Lepas* или (и) *Conchoderma* - И.И.) в субтропической Атлантике в слое 0-10 см (исследовали также слои 10-25 и 38-53 см) /Weikert, 1972/. В Саргассовом море в плейстоне найдено около 200 циприсов *Lepas* и *Conchoderma*, в планктоне (слой 0-200 м) - они отсутствовали /Кузнецова, Ильин, 1980/. Мы в Андаманском море ловили планктон синхронно с исследованием вертикального распределения *Lepadidae*. Из восьми науплиусов (скорее всего, *Lepas*) семь найдены в слое 50-0 м, одна - в слое 80-50 м /Шин, Макаров, Mileikovskii, 1978/. В верхнем 10-метровом слое воды северной части Атлантики и Северном море планктонособирателем выловлено 603 науплиуса и 2 циприса, главным образом, *L. pectinata*, *L. anatifera*, *D. fascicularis*. Личинки, в основном, находились ближе к поверхности воды, чем он проходил, считает автор /Roskell, 1975/. Восточнее Японских о-вов обнаружено 5 неидентифицированных циприсов в планктонных пробах (слой 100-0 м) и 104 циприса - в плейстонных /Резниченко, 1981/. Циприсов *L. pectinata* и *L. anatifera* обнаруживали на глубинах до 800-900 м /Conway, Ellis, Humphreys, 1990/.

Малая встречаемость циприсов *Lepadidae* в слое воды, благоприятном для обрастания, по нашему мнению, объяснима передвижениями их скоплений ("облаков"), что отмечали у других планктонных организмов /Киселев, 1980/. Образованию облаков циприсов могут способствовать, например, завихрения небольших размеров или внутренние волны. Показано

/Zeldis, Jillett, 1982/, что такого рода скопления могут сохраняться длительное время, благодаря стабильному поведению личинок.

Горизонтальная протяженность облака циприсов *Lepadidae* может быть одного порядка с его толщиной или на порядок больше, что показано /Fasham, Angel, Roe, 1974; Тимонин, 1976; Naugy, 1976/ для *Ostracoda*, *Copepoda* и др. Минимальные размеры облака циприсов, по нашему мнению, могут быть близкими к описанным у *Nyctiphanes sapensis* (*Crustacea*), которые образовывали "пятна" размером 0,3x10 м при толщине 0,5 м /Thomas, 1980/. *Lepadidae* не держатся вблизи родителей, что соответствует стратегии расселения видов с пелагическим развитием. Мы полагаем, что облако личинок в определенном объеме воды движется по течению, в меандрах, вихрях и др. Это объясняет большую вариабельность количественного и качественного состава обрастания субстратов, находящихся на расстоянии немногих миль один от другого или экспонированных с незначительным временным перерывом в одной точке. Это предположение соответствует часто отмечаемому в исследуемых точках отсутствию при благоприятных условиях обрастания в течение многих суток и массовому обнаружению *Lepadidae* в Наваринской бухте /Ильин, Полтаруха, Руколь, 2000/.

Вертикальные миграции личинок *Lepadidae*, надо полагать, лимитируются физико-химическими факторами, прессом хищников, конкуренцией, условиями питания и др. Эти факторы могут вступать во взаимодействие один с другим. Диапазон таких миграций у зоопланктона, соответственно литературным данным, - 2-1000 м. Возможности активного передвижения циприсов *Lepadidae*, вероятно, весьма значительны. Так, циприсы *Balanidae* долго и быстро плавают, а науплиусы перемещаются по вертикали до 22,5 м/час /Hardy, Bainbridge, 1954; Crisp, 1955/. Энергетические затраты у циприсов при этом не столь уж значительны. У *Crustacea* они превышают стандартный обмен не более чем в 1,5-2,0 раза /Кляшторин, 1978/. Кстати, раковина личинок *Lepadidae* гидродинамически наиболее оптимальна для удержания в воде при активном движении /Ельфинов, 1986/. Личинки многих видов, в частности, *Balanidae*, используют для перемещения приливно-отливные течения /Wolf, 1976, 1981; Shanks, 1986; Kaartvedt, 1989/. Использование гидродинамических процессов в сочетании с собственными возможностями минимизируют энергетические траты циприсов *Lepadidae* на вертикальные миграции и позволяет успешно сохранять стратегическое равновесие между опасностями пребывания в поверхностных слоях океана и необходимостью оседания там на субстраты в течение непродолжительного времени.

Соответственно изложенному, обрастание *Lepadidae* субстратов мы рассматриваем, как результат их попадания в облако циприсов, готовых к оседанию, что может быть обусловлено подъемом вод с соответствующими личинками. Передвижения вод, в частности, поднятие термоклина, сопровождаемое понижением температуры и уменьшением толщины

квазиоднородного слоя воды, могут быть "сигналом" к оседанию. Подобные экологические сигналы отмечены /Тыщенко, 1980/ у различных животных.

При первом контакте циприсов с подходящим для них субстратом не все они оседают, что объяснимо их избирательностью. Она обусловлена возможностью задержки оседания, достигающей у Balanidae, например, 2-3 месяцев /Камшилов, 1958; Holland, Walker, 1975/. Циприсы Lepadidae также могут задерживать оседание, вероятно, не менее чем на несколько недель. У них отмечали /Skerman, 1958; Ильин, 1983а/ селективность поселения. У Cirripedia избирательность субстрата ослабевает и способна исчезнуть /Crisp, 1974; Meith-Avcin, 1974/ при невозможности осесть продолжительное время или при увеличении числа оседающих личинок. Этим достигается равновесие, математически обоснованное R.W.Doyle /1975/, между опасностями планктонного существования в ожидании лучшего места для оседания и опасностями, связанными с менее благоприятным для обростателей субстратом. Вероятно, у организмов океанического обрастания встречаются все типы оседания S.Woodin /1986/: 1) стадное, 2) с выбором места при положительных стимулах, 3) с отказом от оседания при негативных стимулах, 4) без селекции биотопа, 5) в результате пассивного улавливания личинок. У Lepadidae наблюдается сочетание первых трех названных типов оседания.

C. virgatum, *L. anatifera*, *L. anserifera* часто располагаются группами от двух до сотен особей. У *C. virgatum* отмечено срастание их стебельков при максимально близком друг к другу нахождении животных. Нередко циприсы оседали на обростателей, ранее поселившихся на субстрате /Ильин, 1977, 1983а, 1992г/. Столь скученное поселение, бесспорно, отражается на развитии Lepadidae, аналогично /Wu, Levings, Randall, 1977/ Balanidae, которые в подобном случае затрачивали на образование тела больше энергии, чем при одиночном поселении. Так, одиночные *C. virgatum* в центральном районе (1985 г) Атлантики в начале развития были вдвое крупнее, чем в группах, образованных 2-29 особями. При этом максимальные длины капитулулов одиночных животных в большинстве случаев были в три (или почти в три) раза больше /Резниченко, Цихон-Луканина, 1992/. Правда, эти данные можно трактовать и как результат более раннего, по сравнению с группами, одиночного оседания *C. virgatum*.

Иногда считается, что для *C. virgatum* /Резниченко, Цихон-Луканина, 1992/ и, в общем, для Lepadidae /Зевина 1982/ не типично стадное оседание личинок. Однако нами и другими исследователями отмечена их очень большая плотность на фиксированных объектах (см. выше). Это обнаружено и на плавнике: на бревне (42,45 см²) обнаружено 392 экз. *L. anatifera* /Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1981/, на полиэтилене (площадь 2 дм²) найдено 1122 экз. Lepadidae /Резниченко, 1981/. Трудно в этих случаях представить себе не групповое, а одиночное расположение обростателей.

Оседание циприсов Lepadidae происходит "волнообразно". Количество животных резко колеблется в одной точке на разных глубинах и в разных точках на одной глубине, что отражается в численности размерных (условно возрастных) групп обростателей (рис. 5). На полигонах наибольшая численность *C. virgatum* отмечена нами обычно в середине или в начале их размерного ряда - для циприсов не характерно максимальное оседание в первые дни экспонирования субстратов. Часто в его начале оседание отсутствовало. Нередко отсутствовали и другие размерные группы обростателей, т.е. оседание циприсов временно прекращалось. Аналогичные закономерности мы наблюдали у *C. auritum*, *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera* в рассмотренном (см. рис. 5) и в других районах океана. Подобное позднее было отмечено несколькими исследователями и у иных видов Lepadidae в различных районах.

Тривиально, что выживание организмов в огромной степени зависит от получения информации о состоянии окружающей среды. Для оседающих циприсов необходимо знание условий вблизи субстрата и на нем, в частности, получение данных об организмах обрастания. Индикация среды и соответствующий прогноз, по нашему мнению, осуществляется расселительными стадиями животных океанического обрастания в воде и на субстрате как без соприкосновения с другими организмами, так и при контакте с ними. Большая часть такой информации может передаваться посредством разнообразных телергонов (аналогично другим видам /Киршенблат, 1974; Raimondi, 1988/), привлекающих или отпугивающих особей своего и иных видов. Мы считаем, что такая индикация часто производится и после оседания Lepadidae

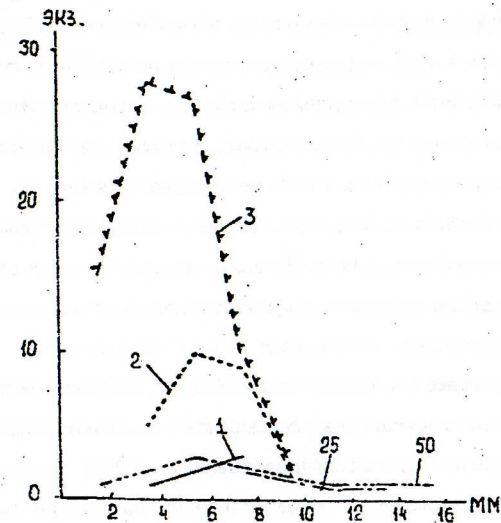


Рис. 5. Численность размерных групп (на 1 дм²) *C. virgatum* на разных глубинах. Центральный район (1970 г) Атлантического океана. Цифры — глубины в метрах.

до окончательного поселения их на субстрате, и они реагируют на информацию, получаемую от организмов на нем и при контакте с субстратом.

Так, Cirripedia могут идентифицировать поверхность раковин этих животных, ранее осевших /Crisp, 1979/, и даже их следы. Соответственно этому, обработка экспериментальных пластин экстрактом (действующее начало - артроподин) из взрослых особей *S. balanoides* и других обрастателей интенсифицирует оседание этого вида /Crisp, Meadows, 1963; Larman, Gabbott, 1975; Ceccaldi, 1978/. Balanidae идентифицировали следы обрастателей через 3-4 недели после их удаления, смерти или механической, термической, химической обработки субстрата /Knight-Jones, 1953; Yule, Walker, 1985/.

Реакции личинок обрастателей свидетельствуют о наличии у них весьма разносторонних и сложных приспособлений для получения данных об условиях среды. Соответствующие органы чувств представлены у Lepadidae органами зрения, тактильными органами, хеморецепторами, рецепторами давления и циркуляции воды /Walley, 1969; Gibson, Nott, 1971; Walker, 1971, 1981; Ельфинов, Зевина, Шалаева, 1995/. Может происходить обмен информацией между особями своего и других видов. Все это позволяет личинкам Lepadidae прогнозировать свое будущее в воде и на субстрате /Ильин, 1984б/. Даже после оседания циприсов, у Cirripedia, включая Lepadidae, возможен уход от неблагоприятных условий, после предварительного ощупывания антеннулами субстрата и обрастателей /Тарасов, Зевина, 1957; Зевина, 1994; Ельфинов, Зевина, Шалаева, 1995/.

Межвидовые отношения. У организмов обрастания на субстрате, в частности, у Lepadidae, другой, нежели в воде, комплекс функционально важных факторов среды (рис. 6). В планктоне велика возможность нападения на Lepadidae хищников. Это, вероятно, в первую очередь, заставляет циприсов необычно глубоко (до 900 м) погружаться. На субстрате межвидовые отношения, надо полагать, имеют не меньшее значение.

Ранее была рассмотрена возможность получения циприсами Lepadidae информации об обрастателях (или их следах) своего вида. Но это не исключено и при взаимодействии разных видов. Так, личинки Balanidae воспринимали информацию о следах нахождения на пластинках *Nucella lamellosa* (Gastropoda), питающихся этими обрастателями. Оседание циприсов снижалось в течение не менее 3-х недель. Таким образом, циприсы прогнозировали опасность для них, отдаленную во времени, т.к. *N. lamellosa* начинают поедать Balanidae спустя значительное время после их оседания /Johnson, Strathmann, 1989/.

Стратегия вида направлена на победу в конкуренции с другими видами или на ее снижение, или предотвращение /Connel, 1961; Lewin, 1983; Одум, 1986/. Антагонистические отношения между симпатрическими видами-конкурентами могут быть более острыми, чем между хищниками и жертвами /Егоров, 1976/, и могут резко усиливаться при изменении

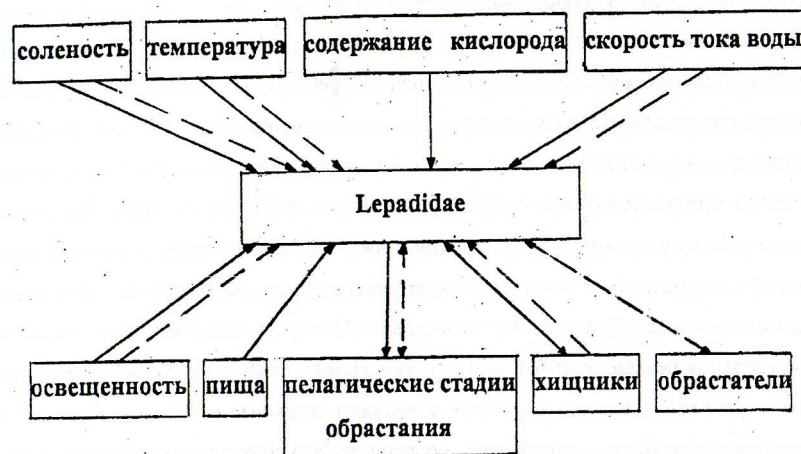


Рис. 6. Блок-схема важнейших биоценологических связей Lepadidae на субстрате. Условные обозначения см. рис. 1.

условий среды. У сидячих организмов, в первую очередь, наблюдается конкуренция за овладение местом /Schoener, 1983/, которое определяет условия их дальнейшего существования, видимо, главным образом, трофические (см. ниже). У Cirripedia и Bivalvia отмечены: 1) вытеснение одного вида другим, 2) предварительный захват пространства, 3) замещение на субстрате /Lee, Ambrose, 1989/.

С момента оседания планктонных стадий между различными видами рассматриваемых сообществ, в частности, между видами Lepadidae возникает жесткая конкуренция за место, надо полагать, в первую очередь в верхнем слое их обитания. На фиксированных субстратах нами неоднократно отмечены группы животных, состоящие из *C. auritum*, *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii* в различных сочетаниях и насчитывающие десятки и сотни особей. Иногда были обнаружено оседание одного вида на обрастатели другого вида /Ильин, 1977, 1983а, 1992г/.

Мы неоднократно отмечали доминирование разных видов Lepadidae на разных полигонах, на буйковых станциях, отстоящих одна от другой на немногие мили, на различных глубинах /Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, Ильин, 1976; Ильин, Кузнецова, Старостин, 1978; Ильин, 1983а, 1986а, 1992г, 2002/. Подобное обнаруживали и другие исследователи. Анализ и возможные причины этого – одно из важнейших направлений рассматриваемых исследований. Но нет достаточных оснований для предположения О.Г.Резниченко и Е.А. Луканиной /1987/ о возможности в недалеком времени полного элиминирования родом

конхoderма рода лепас в обрастании приповерхностных вод, даже лишь в некоторых акваториях, что обусловлено, по мнению этих исследователей, большей плодовитостью конхoderмы и появлением на глубине дополнительных субстратов – самописцев течения.

Все это вполне объяснимо совпадением начала экспонирования субстратов с появлением рядом с ними готовых к оседанию циприсов и, в частности, свидетельствует о том, что степень доминирования того или иного вида Lepadidae может быть сколь угодно велика. Так, например, на нашем полугодном полигоне в Саргассовом море (исследования обрастания производили в 16-19 точках) *C. virgatum* была встречена исключительно редко, встречаемость же и плотность *L. anatifera* и *L. anserifera* были весьма значительны. Иерархия конкурентных способностей у сидячих организмов не совпадает /Paine, 1966, 1974; Lopez, 1989/ с иерархией доминантности. Случайные проявления разных факторов допускают выживание (и процветание) менее конкурентоспособных видов океанического обрастания. Это соответствует выводу /Сатерленд, 1978/ о том, что в сообществах обрастания ни один вид почти никогда не может монополизировать пространство на длительное время.

Вышеуказанное характерно для океанического обрастания и фиксированных, и передвигающихся объектов. Сообщества последних часто рассматриваются как океанические сообщества. Но эти объекты могут последовательно (или одновременно) взаимодействовать с прибрежными и океаническими организмами. Особенно трудно выявление влияния на формирование сообществ таких объектов прибрежья, мелководья, судов, стационарных платформ. На этих субстратах возможно оседание расселительных стадий любых прибрежных организмов, включая, например, морских древоточцев /Ильин, 1992б/. С другой стороны, на развитие сообществ в прибрежье может оказать заметное воздействие океаническое обрастание.

Так, колоссальное количество данных о смешанном обрастании судов, плавающих вдали от прибрежья, свидетельствует о постоянной и нередко успешной конкуренции океанических обрастателей с прибрежными /Skerman, 1960; Kuhl, 1963; Шелтема, 1975; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, Ильин, 1976; Михайлов, 1980; 1985; Рудякова, 1981; Бочаров, Зевина, Ильин и др. 1996; Звягинцев, 1999; наши данные/.

Анализ состава и взаимодействия океанического и прибрежного обрастания на дрейфующих объектах еще более сложен, чем подобный анализ обрастания судов. В частности, почти всегда невозможно судить о месте и времени оседания организмов на исследуемый субстрат. Так, бамбук, найденный нами в Андаманском море, периодически попадал в разные воды, соответственно, с расселительными стадиями океанического или (и) прибрежного обрастания. Об этом свидетельствует неоднократное и попеременное оседание на бамбук *L. anserifera* и *B. amphitrite*. Фиксированный же в рассматриваемой точке буй оброс *C. virgatum*. На плавающих в Туниском проливе субстратах были обнаружены /Цихон-Луканина, Солдатова,

Кузнецова, Ильин, 1976/ *L. anatifera* и *L. pectinata*. Там же на буях - также и *C. virgatum*. На выловленных в Саргассовом море плавающих субстратах обнаружены *L. anatifera*. Они же найдены во всех точках полугодного полигона. На меньшей части буйев обнаружены также *L. anserifera*. В некоторых точках на фиксированных субстратах единично встречены *C. virgatum* и *C. auritum* /Старостин, Кузнецова, Ильин, Морозова, 1980/. Незначительные возможности изучения дрейфующих объектов для выяснения рассматриваемых зависимостей показало исследование сообщества *Laminaria* (Algae), выловленной /Arnaud et al., 1976/ у о-ва Святой Елены. На ней обнаружены виды беспозвоночных животных, которые совместно встречаются только в одном из районов восточного побережья Южной Африки, и *L. anatifera*. Все это показывает, в частности, невозможность применения результатов исследований сообществ плавника даже для предварительного прогнозирования (предложение О.Г.Резниченко /1979, 1981/) океанического обрастания.

Как свидетельствуют наши и литературные данные, подобное взаимодействие в прибрежье обычно оканчивается в пользу неритического обрастания. Там почти всегда обнаруживают в лучшем случае лишь единичные особи Lepadidae. Исключения из этого очень редки. Так, на прибрежных буйе, понтоне и образцах в средиземноморском заливе Большой Сирт доминировали *Chlamys varius* (Mollusca) и *L. anatifera* /Брайко, 1987/. Уникальный случай - обнаружение *L. anatifera* в Наваринской бухте Ионического моря /Ильин, Полтаруха, Руколь, 2000/. Там с апреля по ноябрь 1996 г на расстоянии около 300 м от берега стоял на якоря катамаран. Средняя плотность животных на его поплавке - около 260 экз./м², длина капитулулов - 12-28 мм, их максимальный прирост - 0,13 мм/сутки. Надо полагать, причины этого феномена обусловлены тем, что сообщества прибрежного обрастания в этом районе были крайне слабо развиты из-за сильного прибоя, угнетавшего их на скалистой литорали. Более глубокие участки дна с илистым грунтом, где действие прибоя было менее выражено, по-видимому, не имели обрастания. Таким образом, местные источники планктонных стадий были весьма скудны. Нужно также полагать, что и течения в рассматриваемый период не приносили такого рода организмов. Вместе с тем, происходил неоднократный занос, скорее всего, из открытого моря циприсов *L. anatifera*.

Lepadidae - всеядные животные с широким спектром питания, но предпочитающие животную пищу /Цихон-Луканина, 1981/. Будучи активными фильтраторами, они могут вести себя "как истинные хищники" и сообщая поедать даже крупную добычу /Савилов, 1956; Jones, 1968; Кузнецова, 1978/. Lepadidae способны на каннибализм /Patel, 1959/. Они питаются Protozoa, Algae, Chaetochata, Hydrozoa, Polychaeta, Gastropoda, Crustacea, Pisces и др. В основном, Lepadidae вылавливают планктон и детрит, микрообрастание на частицах которого - тоже источник пищи /Савилов, 1956; Howard, Scott, 1959; Кузнецова, 1978; Цихон-Луканина,

1981/. *Cirripedia* (в частности, *L. anatifera* и *L. pectinata*) способны отфильтровывать и хватать пищевые объекты, отрывая их от субстрата. Утилизируются объекты (если они не поддаются измельчению) длиной несколько сантиметров, шириной не более 20 мкм /Кузнецова, 1978/.

Соответственно пищевым возможностям *Lepadidae*, можно предполагать прямую зависимость их роста от продуктивности вод. Действительно, в Аравийском море, например, где велика концентрация планктона /Пономарева, Наумов, 1962; Rao, 1973/ и биомасса бентоса /Канаев, Нейман, Парин, 1975/, нами обнаружена и большая скорость роста *C. virgatum* /Ильин, 1983а/. В Саргассовом море, вероятно, подобными причинами обусловлено заметное сезонное увеличение скорости роста капитулумов и большое - биомассы *Lepas*. Там зимой наблюдается /Роухийнен, Юнев, 1978/ резкое повышение продуктивности вод по сравнению с летом. Даже снижение температуры воды зимой (на поверхности - с 30° до 21°) оказалось фактором, менее определяющим скорость роста *Lepadidae*, нежели условия питания /Старостин, Кузнецова, Ильин, Морозова, 1980/. Однако степень продуктивности вод не всегда отражает возможности питания *Lepadidae*. Так, в центральном районе (1970 г) Атлантики увеличение скорости роста *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera* весной по сравнению с зимой было, скорее всего, обусловлено повышением концентрации *Chrysophyta* (*Coccolithas*) и *Cyanophyta*, доступных для их питания, хотя общая биомасса фитопланктона при этом значительно снизилась (см. выше).

Увеличение или уменьшение количества утилизируемой *Lepadidae* пищи и изменение спектра их питания, в первую очередь, зависят от динамики вод: их скорости и циркуляции вне субстрата с обрастанием, особенностей этого субстрата, определяющих скорость, направление и степень турбулентности воды у его поверхности.

Численность популяции может изменяться под влиянием рождаемости, эмиграции, иммиграции и смертности /Уильямсон, 1975/. Численность *Lepadidae* на субстрате изменяется в результате оседания личинок и смертности обрастателей. Она может быть обусловлена /Thompson, 1952; Connel, 1961/ старостью, отсутствием необходимой пищи, наличием паразитов, поеданием хищниками. Хищничество - важнейший фактор для обрастания в литорали и, надо полагать, в пелагиали.

F. pinnata (*Nudibranchia*), как показывают литературные и наши /Ильин, 1983а, 1986а; Ильин, Рогинская, 1987а, б/ данные, как правило, ассоциирована с *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, *L. pectinata*, *C. virgatum*. Обычно плотность *F. pinnata* невелика: на нескольких квадратных метрах буя, например, - 1 особь.

F. pinnata откладывает много яиц диаметром до 150-495 мкм. При 20°C на 10-11 день после кладки яиц обычно появлялись велигеры, но их появление возможно уже на 5-й день. Наличие крупных яиц дает возможность моллюску продлевать плавающую стадию до недели и более. После оседания на субстрат *F. pinnata* растет исключительно быстро. *F. pinnata* длиной 8

мм достигали половозрелости через неделю, а через 1-2 дня после этого они продуцировали кладки /Bayer, 1963; Holleman, 1972; Schmekel, Portmann, 1982/.

F. pinnata питается *Chondrophora* (*Veella*, *Porpita*), *Siphonophora*, *Lepadomorpha* (*Lepadidae*), возможно, *Actinaria*. *F. pinnata* не ест *L. pectinata*, имеющих твердый стебелек, и *Hydrozoa*. Часто наблюдали поедание ею *L. anatifera*, *L. anserifera*, и, возможно, что ее основная пища - *Lepadidae*. *F. pinnata* пожирает *Lepas* в большом количестве: один моллюск за 12 часов уничтожил 18 особей *L. anserifera*, другой за сутки - 10 особей *L. anatifera*. В смешанной популяции *L. anatifera* и *L. pectinata* *F. pinnata* выедает лишь первый вид. Нападение моллюсков длиной 3,3 мм на крупных *L. anatifera* не приносило им успеха, тогда как моллюски длиной 5 мм и более выбирали для питания именно их. Эта селективность питания *F. pinnata* может определять возрастной и видовой состав сообществ обрастания, в частности, обуславливая выживание менее конкурентоспособных видов *Lepadidae* /Bayer, 1963; Thompson, 1964; Bieri, 1966; Burn, 1967; Holleman, 1972; Edmunds, 1975; Goslinger, 1981; Ильин, 1982, 1983а; Schmekel, Portmann, 1982; Ильин, Рогинская, 1987а, б/.

Другой вид *Nudibranchia* *S. pelagica* обычен на дрейфующих *Sargassacea*. Он обнаружен на буях полигона в Саргассовом море среди *Hydrozoa* и *Lepadidae*. Животные едят, главным образом, *Hydrozoa*, а также *F. pinnata* /Bergh, 1871; Barnard, 1927; Старостин, Кузнецова, Ильин, Морозова, 1980; Ильин, Рогинская, 1987а, б/.

На *Sargassum* обнаруживали также *Hancockia uncinata* (питающихся *Hydrozoa*), *Coryphella athadonta*, *Baeolidia nodosa*, *Glaucus atlanticus* /Edmunds, 1975; Schmekel, Portmann, 1982; Bertsch, Kerstitsch, 1984; Ильин, Рогинская, 1987а, б/. На кусках битума найдена (совместно с *Lepas*) *Cuthona phoenix*, где она питалась *Gonothyrea serialis* (*Hydrozoa*) /Goslinger, 1981/.

A. gostrata (*Amphinomidae*, *Polychaeta*) изучена еще меньше, чем *S. pelagica* и *F. pinnata*. Представители ее семейства - хищники, питающиеся даже *Actinaria* (Fauchald, Jumars, 1979). В центральном районе (1970 г) Атлантики *A. gostrata* обнаружена нами единично на буях среди *Lepadidae*, максимальная плотность - несколько особей на бую.

Среди *Lepadidae* неоднократно обнаруживали *P. minutus* (*Decapoda*), предположительно питавшихся *Lepadidae* /Chase, 1951; Зевина, 1972; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, 1976; Цихон-Луканина, Солдатова, Кузнецова, 1976; Ильин, Николаева, 1978; Ильин, 1983а/. Частота встречаемости *Decapoda* (из-за большой подвижности идентифицировать *P. minutus* часто не удавалось) на буях достигает 58%, плотность - до 20-30 экз./буй /Ильин, 1983а; Ильин, Полтаруха, Доманов, 1999; Ильин, Полтаруха, 2001/.

И другие Decapoda, надо полагать, питаются Lepadidae. Так, *Plagusia depressa tuberculata* (Grapsidae) поедала *Cirripedia* (вероятно, в основном Lepadidae - И.И.) обрастания нефтебуровой платформы, буксируемой из Японии в Новую Зеландию /Foster, Willan, 1979/.

Подвижные виды обрастания могли появляться на субстрате после оседания обрастателей, одновременно с ними или даже раньше их. Надо полагать, что, в основном, появление этих видов происходит не ранее, чем величина и плотность обрастателей достигнут размеров, минимально необходимых для питания хищников. Соответствующие показатели при обнаружении, например, *P. minutus* в центральном районе (1970 г) Атлантики (экспонирование буя - 7 суток) - 3 экз./дм² *L. anserifera* с биомассой 0,10 г/дм² при длине капитулумов 2-10 мм.

Обычно при анализе сообществ обрастания рассматривают сидячие организмы и подвижные виды на субстрате вблизи от обрастателей. При других исследованиях сообществ пелагиали, как правило, в их состав включают виды рыб /Савилов, 1956; Парин, 1988; Hastings, 1972; Федоряко, 1982/. Их значение в сообществах обрастания нередко недооценивают (см., например, /Зевина, 1994/). Ихтиоцены океанского плавника включают 111 видов из 35 семейств рыб. Только у якорных буйев в Саргассовом море и части Индийского океана отмечено 19 видов рыб. В питании видов из нескольких их семейств важны эпибионты Sargassacea /Федоряко, 1985; Горелова, Федоряко, 1986/. В лаборатории наблюдали питание *Diadon holacanthus* (Diadontidae) Lepadidae /Федоряко, личное сообщение/.

Объекты со значительным обрастанием и организмами большого размера "притягивают" к себе большее количество крупных рыб /Федоряко, 1985/. Около буйев обычно наблюдают рыб, включая крупных *Coelacanth* /Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1981/. Мы часто обнаруживали подобное, в частности, *S. hippurus*, у обросших Lepadidae буйев и дрейфующего судна. Селективность питания *Pisces* проявляется в выборе ими определенных видов и размеров особей Lepadidae. Так, *Oxjulis californica* выборочно поедала *L. pacifica* /Bernstein, Jung, 1979/. *Canthidermis maculatus* и *C. sufflamen*, сопровождая обросшее *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. hillii* судно поедали *C. virgatum*, когда длина их капитулумов достигала 9 мм /Evans, 1958/.

Мы многократно обнаруживали на субстратах остатки Lepadidae, нередко съеденных почти полностью. Но невозможно было установить ни степень уменьшения численности Lepadidae, ни вид хищников их поедающих. При увеличении времени экспонирования субстратов плотность, биомасса, длина капитулумов Lepadidae должна была бы в среднем расти, несмотря на резкие колебания количества оседающих в разных точках полигонов циприсов. На рис. 7 - максимальные показатели этих величин, которые у *L. anserifera* вполне соответствуют сделанному предположению. Это наблюдалось и у *C. virgatum* при экспонировании 9-15 и 16-22 суток, но если оно увеличивалось до 23-28 суток, то плотность животных резко уменьшалась. Это объяснимо преимущественным выеданием /Evans, 1958/

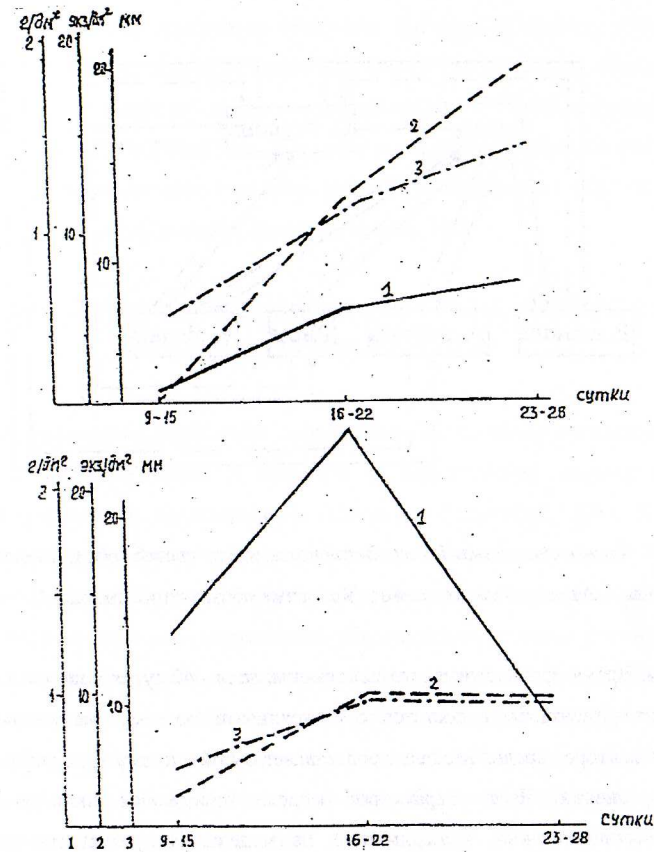


Рис. 7. Плотность (1), биомасса (2), длина капитулумов *L. anserifera* (вверху) и *C. virgatum* (внизу) при различном экспонировании в слое 1-3 м. Центральный район (1970 г) Атлантического океана.

рыбами *C. virgatum* с длиной капитулумов большей 9 мм, и, как следствие, - уменьшение плотности и уменьшение (даже прекращение) роста суммарной биомассы этих обрастателей /Ильин, 1983a/. В отношениях *C. virgatum* - виды *Lepas* решающее значение может иметь именно ее избирательное выедание хищниками. В частности, их влияние позволяет этим конкурентам существовать без полного вытеснения одного вида другим (другими).

На основе наших и литературных данных была построена математическая модель взаимоотношений основных организмов сообществ океанического обрастания. Модель основана на блок-схеме важнейших биоценологических связей в сообществах (рис. 8) и построена для субстрата площадью около 10 м², экспонированного в центральной части Атлантики на

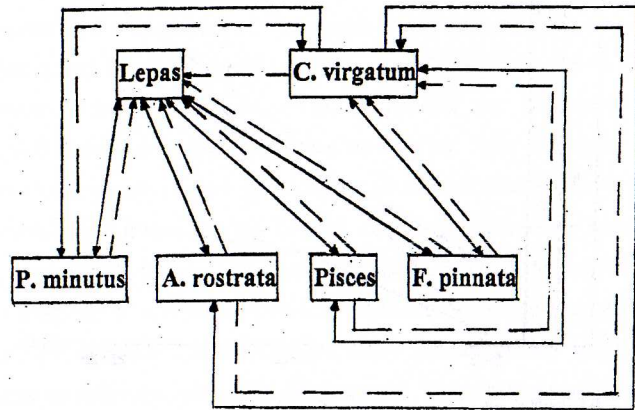


Рис. 8. Блок-схема важнейших биоценологических связей обрастателей и хищников. Тропическая часть Атлантического океана. Условные обозначения см. рис. 1.

глубине 1-3 м. Время прогностического действия модели - 40 суток с шагом 1 сутки. Условия натурального эксперимента были достаточно постоянными, поэтому не учитывалось влияние абиотических факторов среды. Модель представляет собой систему трех дифференциальных и линейного уравнений. Часть параметров модели определены нами эмпирически при проведении вычислительных экспериментов на модели. Их результаты не противоречат результатам натуральных исследований. Модель, в частности, подтвердила, что *P. minutus* и рыбы - сильнейшие модификаторы рассматриваемых сообществ, сдерживающие рост количества обрастателей /Ильин, Алещенко, 1992/.

Lepadidae нередко ассоциированы с другими беспозвоночными, например, с *Nerocila acuminata* (Isopoda) или прикрепляются к различным животным. *C. virgatum* - к Coelenterata, Brachyura, Chelonia, Ophidia, Pisces, Cetacea. На двух последних - часто не непосредственно, а как паразитирующим на них *Penella* и *Dinemoura latifolia* (Crustacea). *C. auritum* прикрепляется к *Coronula diadema* (Balanidae) на Cetacea. Виды *Lepas* нередко эбионты на Vertebrata /Тарасов, Зевина, 1957; Hastings, 1972; Зевина, 1982; Benz, 1984/. На *Lepadomorpha* часто поселяются различные организмы, например, *Polysiphonia coata* (Algae) /Зевина, Звягинцев, Негашев, 1992/. В мантийной полости *L. anserifera* и *D. fascicularis* встречен симбионт - *Hippone gaudichaudi* (Polychaeta) /Тарасов, Зевина, 1957; Зевина, 1982; Бритаев, Мэми, 1989/. В *Lepas* sp. обнаружены личинки *Didymozoidae* и *Hemiuroidae* (Trematoda) /Cable, Nahhas, 1962/.

Возможно, аналогично прибрежью /Holmstrom, Rittschof, Kjelleberg, 1992; Ельфинов, Зевина, Шалаева, 1995/, для оседания некоторых видов океанического обрастания, имеет значение наличие на заселяемом субстрате "первичной пленки" из Protozoa, Bacteria, Diatomeae, детрита и др. Известно, что наличие водорослевой пленки и количественное обилие бактерий не всегда определяет возникновение и степень развития конходермного оброста /Резниченко, Солдатова, 1987; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, 1992/.

ГЛАВА 5. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ ОКЕАНИЧЕСКОЕ ОБРАСТАНИЕ

Во многих акваториях обрастание подвергается постоянному негативному влиянию антропогенеза. В Мировой океан в большом и возрастающем количестве попадают загрязнители антропогенного происхождения /Синицин, Резниченко, 1981; Христофорова, 1989/. Количество антропогенного субстрата, вносимого человеком в некоторые акватории, увеличилось за последние 100 лет в тысячи и десятки тысяч раз /Ельфинов, Зевина, Шалаева, 1995/. Попадающие в морскую воду загрязнители обычно нейтрализуются: растворяются в ней, переходят в менее вредные формы, попадают в донные осадки, утилизируются организмами. Один из такого рода путей - взаимодействие загрязнителей с океаническим обрастанием.

Поступление в океан многих из антропогенных субстратов - благоприятно для океанического обрастания. Наличие пригодных для обрастания субстратов - важнейший фактор, лимитирующий его распространение. Соответственно, увеличение их количества увеличивает численность и биомассу видов, входящих в рассматриваемые сообщества или тяготеющие к ним. Оно происходит в основном за счет плавника, площадь которого превышает /Синицин, Резниченко, 1981/ 200 000 км². На значительной его части обнаружено обрастание.

Наиболее часто встречаемый тип плавника - нефтяные агрегаты. Восточнее Японских островов частота их встречаемости - 87,3%, а площадь - 31, 4% общей площади "малоразмерного" плавника. Их масса в Северной Атлантике, например, достигала 17,5 млн. тонн. Обрастание обнаружено на 20% нефтяных агрегатов /Синицин, Резниченко, 1981; Симонов, 1982/. Часто в океане встречается обросшая древесина. Так, восточнее Японских островов обрастание обнаружено на 88,4% древесных субстратов /Синицин, Резниченко, 1981/. Там же количество дрейфующих объектов из синтетических материалов превышает 1/3 всех "крупноразмерных" субстратов. Более чем на 90% из них отмечено обрастание /Резниченко, 1981/.

Резкое увеличение количества плавника в сочетании с селективностью поселения обрастателей приводит к перераспределению их видового состава. Так, *L. pectinata* стала

массовым видом, будучи основным (не считая, может быть, *D. fascicularis*) представителем *Lepadidae* на нефтяных агрегатах /Зевина, Мэмми, 1981; Синицин, Резниченко, 1981 и др./.

Важнейшее значение в распределении океанического обрастания имеет перенос их судами и иными подвижными объектами, количество которых ежегодно увеличивается. Так, площадь подводной поверхности судов в 1974 г была не менее 1 200 км² /Резниченко, 1978/. Большая часть судов несет на себе обрастание /Hentschel, 1923; Kuhl, 1962, 1963; Резниченко, Солдатова, Цихон-Луканина, Ильин, 1976; Скарлато, Зевина, Ильин и др., 1989/. Это объяснимо весьма благоприятными для него условиями: большая скорость судов обуславливает резкое улучшение питания обрастателей, снабжения их кислородом, снижение пресса хищников.

Обросшие подвижные объекты повысили общую численность и биомассу океанического обрастания, резко увеличили и ускорили возможности этого процесса. В огромной степени возрастает количество расселительных планктонных стадий, производимых в различных акваториях организмами обрастания. Это обуславливает, в частности, расширение их ареалов.

С появлением судов, глубина погружения которых - несколько метров и более, и других объектов, эксплуатируемых значительно ниже поверхности океана, в нем заметно изменились возможности распространения океанического обрастания по вертикали.

Рассматриваемые процессы в настоящее время идут в акваториях со скоростью, нередко значительно превышающей возможную ранее. Так, *V. improvisus* впервые единично обнаружен в 1955 г в двух районах Каспийского моря. В 1956 г он встречался там повсеместно и в большом количестве /Зевина, 1957/. "Взрыв" численности и резкое расширение ареала отмечены в последние годы у *Electra tenella* (Bryozoa), очень часто поселяющейся на дрейфующих пластмассовых объектах /Winston, 1982/.

ГЛАВА 6. ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Общеизвестно практическое значение прибрежного обрастания. Место же и значение океанического обрастания были мало исследованы, хотя для обитания его организмов (как минимум, стерильного выселения) пригодна подавляющая часть Мирового океана. При часто наблюдаемом "смешанном" (океаническо-прибрежном) обрастании судов, фиксированных сооружений, плавника нередко необходимо выделение значения каждого из этих компонентов.

Экологическое обоснование эксплуатации объектов в пелагиали. При практической деятельности в океане, по нашему мнению, необходимы: 1) анализ данных об обрастании, применительно к конкретной акватории; 2) исследования экологии организмов и сообществ обрастания акватории; 3) его прогнозирование, применительно к техническим мероприятиям: а) концептуальное моделирование исследуемых процессов, б) разработка целевых экологических

моделей, в) комплексное моделирование взаимодействия планируемого объекта эксплуатации и среды; 4) экологическое обоснование строительства, эксплуатации, научных исследований и т.д.; 5) разработка схемы оптимального управления деятельностью конкретного объекта; 6) экологическая экспертиза данных; 7) экологический мониторинг акватории и объектов во время эксплуатации; 8) внесение изменений в схемы управления.

Наиболее важно и нередко проводится прогнозирование взаимодействия в системе "объект хозяйствования-условия среды" (в первую очередь, организмы и сообщества). Плодотворен прогноз обрастания *Lepadidae* средствами концептуального моделирования. Могут быть продуктивны модели на основе экспертных оценок и аналогий. Правда, аналогий необходимо избегать из-за возможных ошибок. Так, для прогнозирования обрастания приводящихся шатлов исследовалось ("по аналогии" - И.И.) обрастание у побережья США /Zachary et al., 1980/. Невозможен прогноз обрастания объектов вдали от берегов с помощью изучения сообществ обрастания плавника: личинки *Lepadidae*, выпущенные в воду обрастателями на нем оседают вдали от этих сообществ (см. выше). Прогностические концептуальные (нередко и математические) целевые модели незаменимы для мониторинга, ограничения (нейтрализации) вредоносности океанического обрастания, биоиндикации вод, повышения биопродуктивности акваторий, целей марикультуры и др.

Важнейшая часть экологического прогноза - обоснование защиты от обрастания или снижения его вредоносности /Ильин, 1983а, 1986а, 1987б, 1994, 1997б, 1998а; Ильин, Карпов, 2000/. Методы и средства защиты, по нашему мнению, должны: 1) быть достаточно токсичными по отношению к обрастателям, 2) быть безвредными для человека и окружающей среды, 3) иметь срок действия, определяемый временем эксплуатации защищаемого объекта, 4) употребляться строго дифференцированно в зависимости от видовой принадлежности организмов и факторов среды, 5) заметно не снижать эксплуатационных качеств материалов и конструкций, 6) быть возможно более экономически оправданными.

Профилактические методы защиты направлены на недопущение расселительных стадий обрастания к объекту хозяйствования или его размещение в местах, где оно незначительно или отсутствует. Так, его обрастание можно не допустить с помощью фальшобшивки или сетки для изоляции от циприсов *Lepadidae*. Эксплуатация объекта при солености менее 18-20‰ и температуре менее 4° (для *L. australis*) и, видимо, менее 10-15° (для других массовых видов *Lepadidae*) гарантирует отсутствие лепадидного оседания. Оседание их личинок может быть предотвращено экспонированием объекта ниже горизонта (25-150 м) их поселения. Обрастание *Lepadidae* можно резко ослабить или на время предотвратить, учитывая "привлекательность" для них субстрата: его материала, степени шероховатости, расположения в пространстве, цвета.

Простейший способ уничтожения *Lepadidae* - осушение объекта. При нахождении на солнце они погибают менее чем через час, во влажную пасмурную погоду - через несколько часов, редко позже. Их можно быстро уничтожить действием пресной /Зевина, 1994/ или горячей (40° и выше) водой. Для предотвращения или уничтожения обрастания было предложено /Патрикеев, Ильин, Старостин, 1970/ использовать движение ионов меди между поясами из нее и цинка на деревянных конструкциях. Подводная очистка судов /Зевина, 1988/ от обрастания проста, но в теплых водах должна производиться часто, т.к. уже через 1-2 недели экспонирования объекта при температуре выше 20-22° может развиваться практически значимое обрастание *Lepadidae*. Так, в Аравийском море при экспонировании 2-3 недели из-за обрастания были забракованы показания измерителей течения БПВ /Ильин и др., 1978/, а на крыльчатках БПВ в Атлантике (экспонирование 3 недели) нами отмечено до 45 экз. *S. virgatum*.

Наиболее перспективны биологические средства защиты и борьбы с обрастанием. Они, как правило, эффективны, сравнительно недороги, безопасны для человека и окружающей среды. Так, хищники могут резко снизить численность *Lepadidae*. Для защиты от обрастания или уничтожения их циприсов в воде возможно привлечение или выпуск рыб вблизи соответствующих объектов. Целесообразно исследование возможности снижения численности обрастателей посредством экспонирования вблизи защищаемых объектов хорошо обрастающих *Lepadidae* субстратов. На них появятся хищники, которые станут мигрировать на эти объекты. Циприсы же *Lepadidae* с обросших субстратов смогут осесть только через длительное время вдали от них. Перспективна борьба с помощью синтетических аналогов ювенильных гормонов, регулирующих метаморфоз вредителей. Так, цекропин и альтазар действовали на некоторые виды *Balanus* /Gomez et al., 1977/ так, что их циприсы метаморфизировали в воде. Для защиты от океанического обрастания перспективны /Зевина, Рухадзе, 1992/ репелленты.

При применении химических средств рекомендуется строго локальная защита возможно менее ядовитыми противообрастательными покрытиями /Зевина, Рухадзе, 1992; Солдатова, Рухадзе, Ильин, 1992/. Так, защита измерители течения, надо покрывать малотоксичными составами только крыльчатки и поверхности вблизи них. Требования к испытаниям действенности и экологической безопасности таких покрытий в прибрежье разработаны неплохо /Долгопольская, Дегтярев, 1968; Бочаров, Ильин, Крючков, Негашев, 1989/. Вдали от берегов, по нашему мнению необходимы: 1) выбор максимально благоприятных для обрастания условий; 2) выбор максимально неблагоприятных условий эксплуатации исследуемых объектов; 3) возможно более полная адекватность экспонирования защищенных и контрольных объектов. Важно использование в качестве контроля хорошо обрастающего материала и учет функционально важных факторов среды. Так, нередкий источник ошибок в подобных исследованиях в прибрежье - малая площадь /Jackson, 1977; Karlson, 1978/

анализируемого субстрата. Вдали от берегов необходим субстрат не менее 2-8 дм², нередко на порядок больше. С учетом всего этого, нами рекомендовано контрольные исследования проводить на черных пластинах из указанного материала площадью обычно не менее 1 м² при экспонировании вертикально, горизонтально, под 45° к направлению силы тяжести.

Марикультура *Lepadidae*. Хорошо известны преимущества марикультуры вдали от берегов - чистота вод, естественное и легкое удаление продуктов метаболизма, небольшое (по сравнению с прибрежьем) количество хищников и носителей болезней, меньшие трудности борьбы с ними. Давно разработаны схемы и проекты марикультурных комплексов вдали от берегов, рекомендованы перспективные организмы (в частности, *Sargassum* и *Macrocystis* (Algae), *Ostreidae*, *Pectinidae* и *Mytilus* (Mollusca), некоторые рыбы), часть из которых уже культивируется. Объект культивирования должен быть плодовит, вынослив, обладать быстрым ростом, иметь большое содержание белка, желателен, чтобы он образовывал естественные скопления, хорошо переносил повышенную плотность в культуре, имел короткий жизненный цикл, принадлежал к низшему трофическому уровню, обладал стабильной динамикой популяций и устойчивым врожденным типом поведения /Nash, 1974/. Экономическая эффективность выращивания организма повышается, если он часть поликультурного хозяйства с возможно более полной утилизацией полученных продуктов и энергии.

Некоторые из *Lepadidae* соответствуют всем названным показателям, сумма которых у них превосходит таковую /Hanson, 1974; Forteach, 1988; Карпевич, 1998/ у прикрепленных моллюсков - выгоднейших объектов марикультуры. *Lepadidae* могут быть пищей человека и животных, сырьем для промышленности, удобрением. *Lepadidae* достаточно изучены для дальнейших специальных исследований /Ильин, 1992в, г/.

Расчетная продуктивность *Lepadidae* - более 1000 т/га в год (соответственно, *Mytilus* /Лавровская, 1979/ - 300 т/га) при условии минимальной двухмесячной ротации. Учитывая толщину слоя воды, оптимального для культивирования *Lepadidae* (25-80 м), конструкциям для получения такого "урожа" необходима площадь ее в несколько десятков кв. метров. Выход "мяса" у некоторых видов, видимо, может достигать 80-90% /Ильин, 1992в, 1996/. Надо учесть также, что "урожай" культивируемых беспозвоночных животных значительно больше их продуктивности в природе. Большинство функционально важных факторов, от которых зависит продуктивность *Lepadidae*, нетрудно выбрать или контролировать. Поэтому выбор субстрата и его расположения не вызывает принципиальных трудностей при культивировании *Lepadidae*. Важно учитывать доступность для них питательных объектов. Улучшение питания может быть достигнуто увеличением скорости воды у субстратов, использованием пищевых отходов, повышением "урожа" планктона. Последнее возможно, подкармливая фитопланктон биогенными элементами, что увеличивает первичную продукцию /Кабанова, Доманов, 1985/ в

десятки и сотни раз, или используя искусственный апвеллинг. При марикультуре *Lepadidae*, видимо, необходимо выведение и доращивание их личинок с последующим выпуском вблизи субстратов для культивирования. Это обусловлено нерегулярностью появления у субстратов готовых к оседанию циприсов.

Важнейшие условия большей экономической эффективности марикультурных хозяйств в открытых водах: доступность источников энергии; наличие или возможность постройки платформ; отсутствие сильных течений (не для всех организмов - И.И.), штормов, волнения; наличие корма; физико-химические условия, оптимальные для культивируемых организмов; отсутствие антропогенных загрязнений; близость к потребителю марикультурных хозяйств; большая рыночная цена получаемого продукта; высокий научно-технический уровень работ /Hanson, 1984/. Отметим важнейшие (кроме рассмотренных) направления исследований по марикультуре вдали от берегов: изучение перспективных видов, изучение их биоценологических отношений, селекционная работа по выделению более продуктивных и стойких к неблагоприятным факторам организмов, исследования возможностей попутного получения полезных для человека продуктов, разработка оптимальных биотехнологических процессов и рационального управления хозяйствами марикультуры применительно к конкретным акваториям.

Биоиндикация вод. Некоторые океанографические характеристики дешевле и проще исследовать с помощью биоиндикации, критерии которой - выживание видов, реж численность, биомасса, скорость роста, размножение, поведение.

Давно используются таксоны планктона для индикации водных масс, возраста, перемешивания и расположения фронтов вод /Cleve, 1897; Дерюгин, 1930; Кругликова, 1981/. Иными особенностями обладают бентосные организмы-биоиндикаторы /Sara, 1976; Кузнецов, 1980; Бурдин, 1985; Солдатова, Рухадзе, Ильин, 1992/. При одновременном использовании индикаторов из планктона и бентоса данные дополняют друг друга /Добровольский, 1961/.

Было предложено использовать виды и сообщества обрастания экспериментальных субстратов в качестве биоиндикаторов /Ильин, Галеркин, 1976; Ильин, 1978; Barbarot et al., 1978; Вреск, 1978; Турпаева, Ямпольский, 1979/. Оно более точный временной и пространственный показатель, чем бентос. Обрастатели несут в себе большой объем информации об условиях среды во время их планктонного существования. Циприсы оседают на субстрат при определенных значениях факторов среды, что позволяет реконструировать локальные пространственно-временные условия. На стадии обрастателей *Lepadidae* - индикаторы иных значений условий среды с критериями оседания, скорости развития и роста, смертности и др. /Ильин, Галеркин, 1976; Ильин, 1978, 1983а, 1992г, 1999/. Так, оседание *L. australis* - индикатор низкой (около 4°) температуры воды. *L. anatifera* и *L. hillii* оседают почти

исключительно до 5 м глубины, *L. anatifera* - до 20 м, *S. virgatum* была найдена до 125 м. Биомасса *L. anatifera* на глубине 1 м в 10 раз больше, чем на 4 м. Обнаружение на субстрате тех или иных видов *Lepadidae* - показатель определенных вод. Это показано для водных масс /Ильин, Галеркин, 1976; Ильин, 1978/, вод течений /MacIntyre, 1966; Зевина, 1971; Ильин, Кузнецова, Старостин, 1978; Турпаева, Арсеньев, Морозова, 1981/, небольших объемов воды у буев /Турпаева, Ямпольский, 1979; Ильин, 1983а, 1992г/. Показана возможность биоиндикации циркуляции водных масс, динамики верхней границы термоклина с помощью изучения распределения *Lepadidae* /Ильин, Галеркин, 1976; Ильин, Кузнецова, 1978; Ильин, 1983а/. Выявлена математическая зависимость между содержанием их циприсов в воде, обрастанием на субстрате и циркуляцией вод /Турпаева, Ямпольский, 1979/.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Сведения об океаническом обрастании до 70-х годов 20 в. были основаны почти исключительно на фрагментарных материалах изучения дрейфующих и активно передвигающихся объектов с сообществами, как правило, неизвестного (часто прибрежного) происхождения и развития. К середине 20 века были почти полностью исчерпаны возможности экологических исследований океанического обрастания, большую часть которых невозможно проводить с помощью изучения плавающих объектов. Соответственно, общее представление об океаническом обрастании или отсутствовало, или господствовало мнение о маловажности, незначительности и даже о полной невозможности поселения обрастателей вне прибрежья.

2. В последней трети 20 в. утвердилась иная возможность всеобъемлющего изучения океанического обрастания на океанографических якорных буйковых полигонах. Разработанный и апробированный нами комплекс собственных, модифицированных и общепринятых методов исследования обрастания на таких полигонах и других фиксированных объектах позволил получить принципиально новые (весьма значительные по объему) данные и составить, в частности, довольно ясное представление об экологии *Lepadidae*. Эти синхронные с изучением факторов среды данные об обрастании на известных субстратах, за фиксированное время, в определенном месте (включая любые глубины) при сопоставлении с данными об обрастании плавающих объектов и с исследованиями других авторов позволили выявить нам основные закономерности океанического обрастания.

3. *Lepadidae* - главный компонент океанического обрастания - найдены нами на фиксированных субстратах во всех его сообществах (до 5-ти видов из 9-ти массовых на твердых субстратах, доминанты - *S. virgatum* и *L. anatifera*), в части из них - декапода *Planes minutus*, гастроподы *Fiona pinnata* и *Scyllaea pelagica*, полихета *Amphinome rostrata*, гидриид

Campanularia gracilis. Lepadidae в первые недели развития отличаются исключительно большой скоростью роста. Плотность и биомасса этих обрастателей достигает величин, сравнимых с прибрежным обрастанием.

4. Нашими и исследованиями других авторов выявлено, что важнейшие для Lepadidae факторы среды: особенности и глубина экспонирования субстрата, температура, соленость и скорость тока воды, макро-, мезо-, микромасштабная циркуляция вод, временной, географический, трофический и антропогенный факторы, циркуляция водных объемов, содержащих циприсов Lepadidae, внутри- и межвидовые отношения Lepadidae в воде и на субстрате.

5. В частности, нами выявлены и (или) изучены функционально важные для Lepadidae факторы среды, связанные с субстратом: предпочтение определенных материалов, шероховатых субстратов, темных, вертикально расположенных поверхностей большой площади.

6. Исследованы или анализированы (в значительной мере нами) иные факторы среды, при которых развивались виды Lepadidae. В частности, при температуре - от 4° до 28°C (выживание у разных видов - от 0° до 30°); солености - от несколько меньше 22‰ до более 37 ‰; содержания растворенного в воде кислорода (для *C. virgatum*) - от 43,8% до 109,1%; скорости тока воды - от более 0 м/с до более 8 м/с. В слое 0-2,5 (5) м найдены *L. australis*, *L. berengiana*, *L. pectinata*, *L. testudinata*, *P. minutus*, *A. rostrata*, *S. pelagica*, *F. pinnata*, *C. gracilis* и преимущественно в том же слое *L. anatifera*, *L. anserifera*, *L. hillii*, в слое 0-71 м - *C. auritum*, в слое 0-125 м - *C. virgatum*.

7. Многие показатели различных видов Lepadidae, *P. minutus*, *F. pinnata*, *A. rostrata* оказались мало зависимыми от времени при экспонировании 4-6 недель. У *C. virgatum*, *L. anatifera*, *L. anserifera* нами отмечены сезонные различия биомассы и прироста капитулулов соответственно изменениям условий питания этих животных. Максимальный прирост их капитулулов в начале развития - от 0,25 (*L. pectinata*) до 1,88 (*C. virgatum*) мм/сутки. Половая зрелость Lepadidae могла наступать уже через 8 дней (у *C. virgatum*) экспонирования, при минимальной длине капитулула (у *L. anatifera*) - 3,5 мм.

8. Исключительная пространственно-временная неравномерность распределения организмов океанического обрастания во многом обусловлена биотическими факторами. Так, циприсы Lepadidae, мы полагаем, образуют скопления. Образование и перемещения этих "облаков" могут определяться, помимо названных факторов, также циркуляцией водных масс и их частей, колебаниями верхней границы термоклина (нами показано практическое совпадение ее с нижней границей обнаружения *C. virgatum*), гидродинамическими процессами малого масштаба вблизи субстрата. Мы считаем, что облака циприсов различного, нередко, возможно,

незначительного размера (несколько м³ или даже дм³) могут сохраняться долгое время благодаря стадному поведению личинок, и мигрировать по горизонтали (надо полагать, многие сотни миль) и по вертикали (сотни метров). Соответственно, при попадании субстрата в облако циприсов, готовых к оседанию, он обрастает. Все это обуславливает "волнообразность" оседания личинок и резкие колебания плотности обрастателей даже в одной точке, но на разных глубинах или в разное время экспонирования объектов. Оседание Lepadidae в основном, надо полагать, определяется нерегулярностью появления этих облаков в конкретной точке, получаемой циприсами информацией о месте поселения, селективностью оседания. По нашему мнению, эти причины и выборочное выедание Lepadidae *P. minutus*, *A. rostrata*, *S. pelagica*, *F. pinnata*, видами *Pisces*, в первую очередь, обусловили нередко наблюдаемое доминирование различных видов океанических обрастателей. Доминирование океанического обрастания наблюдали при взаимодействии с прибрежным обрастанием: вдали от прибрежья на фиксированных субстратах, нередко на дрейфующих объектах и плавающих судах, исключительно редко на фиксированных субстратах вблизи берегов.

9. Нами осуществлено концептуальное моделирование океанического обрастания с построением блок-схем, в частности: важнейших биоценологических связей обрастания, оседания циприсов Lepadidae, обрастателей на субстрате, обрастателей и хищников. На основе последней блок-схемы разработана объяснительно-описательная математическая модель сообщества обрастания.

10. Океаническое обрастание представляет собой систему сообществ Lepadidae, охватывающую большую часть Мирового океана. Эти сообщества развиваются, главным образом, вдали от берегов, олигомикстны, имеют сравнительно несложную структуру, в большой степени обособлены (но часто взаимодействуют с организмами прибрежного обрастания). Обособленность сообществ сочетается с невозможностью их автономного развития. Для их существования необходим постоянный обмен между этими сообществами информацией, энергией, массой с помощью планктонных стадий. Нами показано, что сообщества Lepadidae обладают совокупностью свойств, значительно отличающейся от прибрежного обрастания. Процессы формирования и развития отдельных сообществ и всей экосистемы океанического обрастания резко ускорил и расширил антропогенез.

11. Практическое значение Lepadidae отмечается, подобно прибрежным обрастателям, в основном, как негативное воздействие на объекты природопользования. В то же время, Lepadidae имеют немалое положительное значение, являясь, в частности, значительным трофическим ресурсом для многих видов животных. Эти обрастатели могут быть пищей для человека, сырьем для промышленности, удобрением для растений. Нами разработано экологическое обоснование управления процессами обрастания Lepadidae антропогенных

объектов, включая прогнозирование его возникновения и развития, снижение его вредоносности. Нами обосновано использование *Lepadidae* в марикультуре (их характеристики лучше, чем большинства культивируемых в прибрежье организмов) и предложено их применение в качестве биоиндикаторов водных объемов, температуры, солености, глубины, верхней границы термоклина, динамики вод.

12. В 90-х гг. 20 в. постановки океанографических буйковых полигонов были прекращены. Возможности же применения океанических якорных биев только для изучения обрастания резко ограничивают значительная трудоемкость их постановки и эксплуатации и большие капиталовложения, необходимые для этого. Принципиально иной комплекс методик для продолжения и развития такого рода исследований пока никем не предлагался. Поэтому, несмотря на наличие комплекса апробированных методик рассмотренных исследований, в ближайшие десятилетия трудно ожидать сколько-нибудь значительные возможности для его применения. Все это придает особую ценность экологическим данным, полученных при полигонных исследованиях, методически неповторимых в обозримом будущем. Изложенные в диссертации результаты могут считаться началом корректных комплексных исследований океанического обрастания. При дальнейшем изучении его экологии наибольшее внимание, по нашему мнению, должно быть уделено: факторам, лимитирующим планктонные стадии, в первую очередь, непосредственно перед их оседанием, меж- и внутривидовым отношениям в сообществах обрастания, в первую очередь, конкуренции и хищничеству.

Основные публикации по теме диссертации

1. Ильин И.Н. Двустворчатый моллюск тередо в акватории Кольского залива Баренцева моря // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. 1967а. Кн. 2. М., 1969. С. 43-45.
2. Ильин И.Н. Распространение и вредоносность лимнории в Кольском заливе Баренцева моря // Доклады МОИП. Зоология и ботаника. 1967б. Кн. 2. М., 1969. С. 41-43.
3. Солдатова И.Н., Лукашева Т.А., Ильин И.Н. К экологии двустворчатого моллюска *Teredo navalis* L. в Азовском море // Тр. ИОАН. 1967. Т. 85. С. 185-199.
4. Патрикеев В.В., Ильин И.Н., Старостин И.В. Способ защиты строительных элементов из древесины. Авторское св-во № 305993 // Бюлл. Открытия... 1971. № 19. С. 50.
5. Ильин И.Н. К методике изучения обрастания в океане // Океанология. 1976. Т.16, в. 6. С. 1122-1125.
6. Ильин И.Н., Галеркин Л.И. Гидрологическая обусловленность обрастания на буйковых станциях в Аравийском море // Биокоррозия, биоповреждения, обрастание. М., 1976. С. 224-227.

7. Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цихон-Луканина Е.А., Ильин И.Н. Некоторые особенности обрастания судов в Индийском океане // Докл. МОИП за 1 полугод. 1974 г. Зоология и ботаника. 1976. С. 24-26.
8. Цихон-Луканина Е.А., Солдатова И.Н., Кузнецова И.А., Ильин И.Н. Макрообрастание в Тунисском проливе // Океанология. 1976. Т. 16, в. 5. С. 907-911.
9. Ильин И.Н. Первые итоги исследований лепадидного обрастания в Индийском океане вдали от берегов // 1 съезд сов. океанологов. Тез. докл. В. 2. Наука: М., 1977. С. 111.
10. Ильин И.Н., Макаров Р.Р., Милейковский С.А. Обрастание *Lepadidae* экспериментальных поверхностей морскими уточками и распределение их личинок в планктоне вдали от берегов // Биология моря. 1977. Т. 2. С. 85-87.
11. Ильин И.Н. Обрастание как биологический индикатор водных масс // Первая всесоюзная конф. по биоповреждениям. Тез. докл. Наука: М., 1978. С. 150-151.
12. Ильин И.Н., Кузнецова И.А. Лимитирующие обрастание факторы среды // Биол. повреждения строит. и пром. материалов. Наукова думка: Киев, 1978. С. 224-229.
13. Ильин И.Н., Кузнецова И.А., Старостин И.В. Океаническое обрастание в экваториальной Атлантике // Океанология. 1978. Т. 18, в. 5. С. 913-917.
14. Ильин И.Н., Николаева Г.Г. Обрастание на буйковых станциях в Индийском океане // Биоповреждения материалов и защита от них. Наука: М., 1978. С. 32-38.
15. Ильин И.Н., Рудякова Н.А., Старостин И.В., Пономарева Л.А. Обрастание *Lepadidae* на буйковом полигоне в Аравийском море // Биоповреждение материалов и защита от него. Наука: М., 1978. С. 39-46.
16. Iljin I.N., Makarov R.R., Mileikovskii S.A. Fouling of experimental surfaces by goose barnacles and distribution of their larvae in plankton far from shores // Publ. Plen. Publ. Corp.: New York (USA), 1978. P. 154-156.
17. Ильин И.Н., Кузнецова И.А., Егорихин В.Д. Гидрологическая обусловленность обрастания на буйковых станциях океанографического полигона в экваториальной Атлантике // Океанология. 1980. Т. 20, в. 4. С. 688-693.
18. Кузнецова И.А., Ильин И.Н. Пелагические личинки *Lepadidae* в Саргассовом море // Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлант. океана. ИОАН: М., 1980. С. 15-18.
19. Старостин И.В., Кузнецова И.А., Ильин И.Н., Морозова Т.В. Обрастание в Саргассовом море // Экология обрастания и бентоса в бассейне Атлантического океана. ИОАН: М., 1980. С. 6-14.
20. Ильин И.Н. К методике изучения обрастания в океане: Сообщение 2: Об исследованиях на буйковых станциях // Обрастание и коррозия в водной среде. Наука: М., 1981. С. 242-247.

21. Кузнецова И.А., Ильин И.Н. Пространственно-временная изменчивость океанического обрастания // 4 съезд ВГБО. Тез. докл. Ч. 1. Наукова думка: Киев, 1981. С.19-20.
22. Ильин И.Н. Результаты исследований океанического обрастания в Атлантике // 2 Всес. съезд океанологов. Тез. докл. В. 5, ч.1. Биология океана. Севастополь, 1982. С. 152-153.
23. Ильин И.Н. Океаническое обрастание в Атлантическом и Индийском океанах: Автореферат диссертации.... кандидата. биологических наук. ИОАН: М., 1983а. 21 стр.
24. Ильин И.Н. Опыт многофакторного анализа непланируемого экологического эксперимента // 38 Всес. научная сессия, посвященная дню радио. Тез. докл. Ч. 2. Радио и связь: М., 1983б. С. 84-85.
25. Ильин И.Н. Важнейшие экологические факторы для моделирования хронологической структуры океанического обрастания // Всес. конф. Природная среда и проблемы изучения, освоения и охраны биол. ресурсов морей СССР и Мирового океана. Тез. докл. Л., 1984а. С. 97-98.
26. Ильин И.Н. Некоторые информационные аспекты скоплений гидробионтов (на примере океанического обрастания) // Всес. конф. Применение методов теории информации для повышения эффективности и качества сложных радиоэлектронных систем. Тез. докл. М., 1984б. С. 71-72.
27. Ильин И.Н., Флейшман Б.С. Биомодели в экологии // Всес. конф. Морская коррозия и обрастание. Тез. докл. Батуми, 1984. С. 20-21.
28. Ильин И.Н. Концептуальные основы моделирования океанического обрастания // Мониторинг океана. ИОАН: М., 1986а. С. 130-158.
29. Ильин И.Н. Океаническое обрастание: биологические основы для защиты судов // 3 конф. Защита судов от коррозии и обрастания. Тез. докл. Л., 1986б. С. 160-162.
30. Ильин И.Н. Некоторые итоги советских исследований океанического обрастания // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. ЗИН: Л., 1987а. С. 24-27.
31. Ильин И.Н. Экологические предпосылки защиты и борьбы с океаническим обрастанием // 3 Всес. конф. по биоповреждениям. Тез. докл. Ч. 2. М., 1987б. С. 268-269.
32. Ильин И.Н. Эпibiозы твердых субстратов в пелагиали океанов // 3 съезд сов. океанологов. Тез. докл. Ч. 2. Секция Биология океана. Л., 1987в. С. 35-36.
33. Ильин И.Н., Рогинская И.С. Моллюски-нудибранхии в пелагической эпифауне твердых субстратов // Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. М., 1987а. С. 72-75.
34. Ильин И.Н., Рогинская И.С. Хищные голожаберные моллюски в биоценозах океанического обрастания // 3 Всес. конф. по биоповр. Тез. докл. Ч. 2. М., 1987б. С. 233-234.

35. Бочаров Б.В., Ильин И.Н., Крючков Г.И., Негашев С.Э. Пути совершенствования методов защиты от обрастания // Конф. Защита материалов и изделий от атмосфер., биол. коррозии и тропикостойкость материалов и изделий АПОИ. Тез. докл. М., 1989. С. 18-20.
36. Скарлато О.А., Зевина Г.Б., Ильин И.Н., Рухадзе Е.Г., Смирнов Б.Р., Цукерман А.Р. Современное состояние проблемы обрастания // Актуальные проблемы биологических повреждений и защиты материалов, изделий и сооружений. М., 1989. С. 33-39.
37. Ильин И.Н. Многофакторный анализ данных непланируемого гидробиологического эксперимента // Деп. в ВИНТИ. № 2706-В 92. М., 1992а. С. 1-11.
38. Ильин И.Н. Морские древоточцы и меры борьбы с ними // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. Наука: М., 1992б. С. 21-56.
39. Ильин И.Н. О перспективах марикультуры в Мировом океане вдали от берегов // Деп. в ВИНТИ. № 3035-В 92. М., 1992в. С. 1-14.
40. Ильин И.Н. Пелагическое обрастание в тропических и субтропических водах океана // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. Наука: М., 1992г. С. 77-111.
41. Ильин И.Н., Алещенко Г.М. Первая версия модели биоценоза пелагического обрастания в тропиках // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. Наука: М., 1992. С. 192-196.
42. Лебедев Е.М., Ильин И.Н. Методы исследований морского и океанического обрастания // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. Наука: М., 1992. С. 65-76.
43. Солдатова И.Н., Рухадзе Е.Г., Ильин И.Н. 1992. Медь и ее соединения для защиты от обрастания и их действия на морских беспозвоночных // Обрастание и биоповреждения. Экологические проблемы. Наука: М., 1992. С. 170-191.
44. Ильин И.Н. Концептуальное моделирование олигомикстного биоценоза // Экология моря. 1993. В.44. С. 27-34.
45. Ильин И.Н. Теоретические и практические аспекты исследований пелагического обрастания в Мировом океане // Конф. Биоповр. в промышленности Тез. докл. Ч. 1. 1994. С. 63-65.
46. Ильин И.Н. О моделировании пелагического обрастания // Биологические проблемы экологического материаловедения. Пенза, 1995. С. 36-39.
47. Бочаров Б.В., Зевина Г.Б., Ильин И.Н., Колбасов Г.А., Крючков Г.И., Негашев С.Э. Обрастание в южной части Вьетнама // Биоповреждения, обрастание и защита от него. Климатические, биохимические и экотоксикологические факторы. Наука: М., 1996. С. 37-39.
48. Ильин И.Н. Перспективы марикультуры организмов океанического обрастания // Биоповреждения, обрастания и защита от него. Климатические, биохимические и экотоксикологические факторы. Наука: М., 1996. С. 77-83.

49. Ильин И.Н. Методология исследований пелагического обрастания в океане // Совр. методы и средства океанологических исследований. ИОРАН: М., 1997а. С. D13-D15.
50. Ильин И.Н. Экологическое обоснование снижения вредности океанического обрастания // Экологические проблемы стойкости техники и материалов. Теория и практика натуральных испытаний. М., 1997б. С. 106-110.
51. Ильин И.Н. Методологические проблемы экологического обоснования природопользования в океане // Совр. методы и средства океанологических исследований ИОРАН: М., 1998а. С. 126.
52. Ильин И.Н. О методике изучения обрастания на океанографических буйковых станциях // Совр. методы и средства океанологических исследований. ИОРАН: М., 1998б. С. 125.
53. Ильин И.Н. Обрастание как биоиндикатор вод океана // Совр. методы и средства океанологических исследований. ИОРАН: М., 1999. С. 270-271.
54. Ильин И.Н., Полтаруха О.П., Доманов М.М. Исследования экологии обрастания в пелагиали Индийского океана // Совр. методы и средства океанологических исследований. ИОРАН: М., 1999. С. 271-273.
55. Ильин И.Н. Методы изучения обрастания в океане // Экол. аспекты защиты техники и материалов. Теория и практика натуральных испытаний. Ч. 2. ИПЭЭ: М., 2000. С. 32-36.
56. Ильин И.Н., Карпов В.А. О некоторых вопросах инженерной экологии применительно к исследованиям биоповреждений и обрастания // Эколог. аспекты защиты техники и материалов. Теория и практика натуральных испытаний. Ч. 2. ИПЭЭ: М., 2000. С. 30-32.
57. Ильин И.Н., Полтаруха О.П., Руколь В.Х. Феномен пелагического обрастания вблизи побережья // Чтения памяти А.А.Браунера. Одесса (Украина), 2000. С. 166-168.
58. Ильин И.Н., Полтаруха О.П. Индоокеаническое обрастание в пелагиали // Научные тр. Зоол. музея Одесского национального университета (Украина). 2001. Т. 4. С. 41-45.
59. Ильин И.Н. Экология океанического обрастания // Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. 2002. N 6. С. 124-128.

Благодарности

Я очень благодарен И.В.Старостину, убедившему меня начать исследования океанического обрастания, и Г.Б.Зевинной, всегдашняя помощь которой сделала их несравненно более продуктивными. Я весьма признателен коллегам из Института океанологии РАН, Института проблем экологии и эволюции РАН, Московского государственного университета, Российского университета дружбы народов и других организаций, которые внесли неоценимый вклад в мою работу, начиная от технической помощи, консультаций, сбора или предоставления материалов и кончая научным сотрудничеством.