

28. Вернадский В. И. Живое вещество в химии моря. Петроград: Научное Химико-Техническое Изд-во, 1923. 37 с.
29. Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
30. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: 1987. 339 с.
31. Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
32. Перельман А. И. Геохимия природных вод. М.: Наука, 1982. 154 с.
33. Вернадский В. И. Научная мысль как планетное явление. М.: Наука, 1991. 271 с.
34. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикоология. Киев, 2002. 105 с.
35. Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М. Океан. Активные поверхности и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 192 с.
36. Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи совр. биологии, 1999. Т. 119. С. 3–14.
37. Хайлов К. М. Что такое жизнь на земле? Одесса: Друк, 2001. 238 с.
38. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
39. Burns C. W. Towards tomorrow: Taking SIL into the 21<sup>st</sup> century // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2000. 27. P. 1–5.
40. Burns C.W. Wither limnology? – revisited // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2002. 28. P. 1–6.
41. Wetzel R. G. Recommendation of future research on periphyton // Periphyton of freshwater ecosystems. The Hague: Dr. W. Junk Publ. 1983a. P. 339–346.
42. Довгаль И. В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтологический журнал. 1998. № 6. С. 12–15.

**Игорь Васильевич ДОВГАЛЬ** —  
Институт зоологии  
им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
Киев, Украина

УДК 593.1:591.524.1:532.526

### **МИКРОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОННЫХ ПРОСТЕЙШИХ И ЕЕ СВЯЗЬ С ГИДРОДИНАМИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ\***

*АННОТАЦИЯ. В статье в статике и динамике рассматриваются особенности микропространственной структуры сообществ перифитонных простейших, которая в значительной мере определяется параметрами гидродинамического пограничного слоя у поверхности субстрата. С этой структурой связано формирование высокопродуктивных группировок простейших.*

*The peculiarities of microspatial structure of periphytonic protist communities have considered both in the statics and dynamics. The sufficient role of hydrodynamic boundary layer near the surface that responsible for the formation of the highly-productive communities of protists is suggested.*

\*Автор глубоко признателен д. б. н. А. И. Раилкину (С.-Петербургский государственный университет) за ценные замечания, сделанные в процессе работы над рукописью данной статьи.

### Введение

Среди одноклеточных эукариот — простейших достаточно много прикрепленных форм, обитающих в перифитоне. Под перифитоном мы в данном случае понимаем любое сообщество организмов на границе «твердый субстрат — вода», вне зависимости от типа субстрата. Соответственно, к данному типу сообществ мы относим и обитателей поверхности тела водных животных и вегетативных органов растений, хотя это не всегда принимается специалистами. И. В. Бурковский [2], в частности, относит всех сидячих инфузорий к эпибионтному сообществу. Однако среди представителей перечисленных им групп цилиат достаточно много обитателей неорганических (косных) субстратов.

Сидячими являются большинство видов солнечников и представители трех отрядов жгутиконосцев (*Choanophlagellata*, *Bicosoecidae*, *Chrysomonadida*). Весьма характерен прикрепленный образ жизни для представителей типа *Ciliophora*, где несколько таксонов высокого ранга (класс *Suctorea*, подклассы *Peritrichia* и *Chonotrichia*, отряд *Pilisuctorida*, семейство *Folliculinidae*) включают сотни видов, ведущих прикрепленный образ жизни. Нередки указания на важную роль этих организмов в функционировании сообществ обрастания [2, 15, 23]. По литературным данным, плотность только сидячих инфузорий в водоемах может составлять  $10^2$ – $10^7$  экз./м<sup>2</sup> [2]. По нашим данным [5], прикрепленные хищные инфузории-суктории на отдельных участках равнинных рек могут достигать проекционной плотности до 140 млн. экз./м<sup>2</sup>. При такой численности они исполняют роль одного из основных регуляторов численности планктонных инфузорий. Численность простейших-седиментаторов (бикозоецид, хоанофлагеллат, инфузорий-перитрих) и автотрофов часто еще выше [23]. Кроме того, расселительные стадии (бродяжки) сидячих простейших — важнейший компонент не только перифитонных сообществ, но и планктонных [1, 5].

Однако в литературе обычны указания, что данная экологическая группа протист плохо изучена. Действительно, традиционными методами, как правило, можно оценивать только факторы, влияющие на перифитонное сообщество в целом. Изучение таких же факторов для группировок сидячих протист связано с дополнительными методическими трудностями, которые усугубляются сложностью в их определении, а также проблемами количественных учетов. В результате эта важная группа прикрепленных организмов зачастую оказывается вне внимания специалистов-гидробиологов.

Одним из перспективных подходов к решению данной проблемы нам представляется изучение пространственного распределения перифитонных протист и факторов, которые его определяют, причем как в статике, так и в динамике.

### Материал и методы

Настоящая статья базируется на анализе литературных данных, а также собственных материалах автора (в основном, по инфузориям-сукториям).

Пространственное распределение видов, обитающих на неорганических субстратах, изучалось с использованием стекол обрастания. Количественные учеты проводились по методу С. Н. Дуплакова [13, 14]. Для обнаружения сидячих инфузорий на талломах водорослей, макрофитах и придатках хозяев использовались витальные красители, в частности, 0,001%-й нейтральрот. Обычно рассматривались изолированные придатки хозяев. Элитры мелких жуков или клопов просматривались под микроскопом на просвет.

При изучении особенностей экологии простейших (инфузорий), поселяющихся поверхности тела свободноплавающих хозяев-носителей, определялись параметры гидродинамического пограничного слоя жидкости у поверхности тела последних. При этом учитывались хорошо изученные особенности их плавания [26].

Следует отметить, что реальная картина обтекания сложных поверхностей, к которым относится и поверхность тела водных беспозвоночных, весьма сложна для анализа. Хозяева-носители инфузорий плавают неравномерно — в момент гребка они движутся с ускорением, затем следует фаза спокойного плавания (с движением по инерции). Пограничный слой у поверхности таких организмов нестационарен — его параметры постоянно меняются.

С целью преодоления этих трудностей нами был сделан ряд допущений [7]. В частности, рассматривались только режимы спокойного плавания хозяев, т. е. с относительным ускорением меньше единицы [7, 21]. Соответственно, кинематика движения хозяев считалась слабо нестационарной, что сделало пригодной для анализа модель стационарного пограничного слоя [18].

В рассматриваемых нами случаях толщина пограничного слоя в любой точке поверхности была намного меньше радиуса тела хозяев. Это позволило в первом приближении рассматривать не трехмерный, а плоский пограничный слой. С учетом того, что числа Рейнольдса при плавании хозяев-беспозвоночных ниже 500, использовалась теория ламинарного пограничного слоя. Это позволило значительно упростить расчеты, используя метод Блазиуса [19].

Следует отметить, что такие факторы, как нестационарность пограничного слоя и его трехмерная структура, несомненно, входят в число определяющих для пространственной структуры микрообрастаний на подавляющем большинстве природных объектов. Однако методические подходы для достаточно строгого определения данных параметров пока не разработаны, и роль этих факторов в формировании структуры микроперифитона может обсуждаться лишь концептуально.

Сканирующая электронная микроскопия производилась на микроскопе ISM-35C. Материал для микроскопии фиксировался 70% этиловым спиртом или 4%-м формалином, после чего дофиксировался 1%-ми растворами глутаральдегида и  $OsO_4$ , приготовленными на 0,15 М натрий-кокадилатном буфере. Высушивание объектов осуществлялось с переходом критической точки. Высушенные объекты покрывались золотом с палладием в установке вакуумного испарения металла.

### *Особенности пространственного распределения перифитонных простейших*

При обсуждении пространственного распределения любого сообщества прикрепленных организмов, как правило, упоминают его мозаичность. В полной мере это относится и к сообществам простейших. Обычно речь идет о разнообразии механизмов, определяющих структуру подобных группировок, но в качестве ведущих факторов рассматриваются разные. Традиционно в таких случаях обсуждаются обеспеченность пищей, хищничество, конкуренция, а также пространственная гетерогенность биотопа [2, 3].

Большинство видов простейших способно переносить широкий диапазон изменения параметров, однако для них характерен и специфичный для каждого вида оптимум, в котором данный вид размножается наиболее интенсивно. По мнению И. В. Бурковского [3], это свойство одноклеточных организмов предопределяет образование ими компактных скоплений разных размеров и плотности, соответствующих оптимальным областям существования.

В числе важнейших факторов, оказывающих влияние на структуру сообществ, обсуждаются и гидродинамические. При этом для простейших и других мелких перифитонных организмов особо существенны характеристики гидродинамического пограничного слоя — зоны заторможенной жидкости, которая образуется у поверхности субстрата за счет вязкости воды [15, 16, 21, 23, 27].

С неоднородностью пограничного слоя связывают различия в обрастании разных участков обтекаемой поверхности, т. к. в результате условия для прикрепления,

питания и роста внутри гидродинамического пограничного слоя обтекаемой поверхности оказываются неодинаковы [16].

Как показали модельные эксперименты А. И. Раилкина [16], для диатомовых водорослей, жгутиконосцев, личинок моллюсков на продольно обтекаемых субстратах характерно более плотное поселение у переднего края субстрата, а для сцифистом медуз — у заднего. Такая неравномерность распределения (краевой эффект) на пространственно однородном субстрате (пластине) обусловлена упомянутыми особенностями пограничного слоя. На субстратах, расположенных в условиях непостоянного направления потока, плотность обрастания будет выше по всей периферии. Подобные закономерности наблюдаются не только для отдельных видов, но и для целых сообществ [16].

На наш взгляд, отличия в направлении градиента могут быть связаны и с различиями в адаптациях разных организмов к факторам течения. Например, в упомянутых экспериментах сцифистомы аурелий оседали преимущественно на нижней поверхности экспериментальных субстратов, т. е., видимо, они адаптированы именно к таким условиям.

А. И. Раилкин анализировал данные, касающиеся морских обрастаний. Следует отметить, что сходные закономерности характерны и для пресноводного перифитона [7]. По нашим наблюдениям, при экспозиции пластин обрастания на течении прямой градиент плотности характерен для инфузорий-сукторий (*Heliophrya rotunda* (Hentshel, 1916) и *H. minima* (Rieder, 1936)). Хорошо известно в литературе и неоднократно наблюдалось нами преимущественное заселение сукториями-дискофриями заднего края верхней поверхности элитр водных жуков.

Для сообществ прикрепленных простейших характерна и определенная вертикальная структура. Так, М. Берецки [20] при изучении поселений сукторий на экспериментальных пластинах в р. Дунай обнаружила, что разные виды этих инфузорий образуют на субстрате межвидовые ассоциации с высокой плотностью особей. По мнению этого автора, успешному существованию ассоциаций видов с одинаковой пищевой специализацией (хищные, питающиеся планктонными инфузориями) способствует дифференциация видов по высоте над субстратом (рис. 1). Это позволяет сукториям облавливать разные слои воды и избегать тем самым трофической конкуренции.

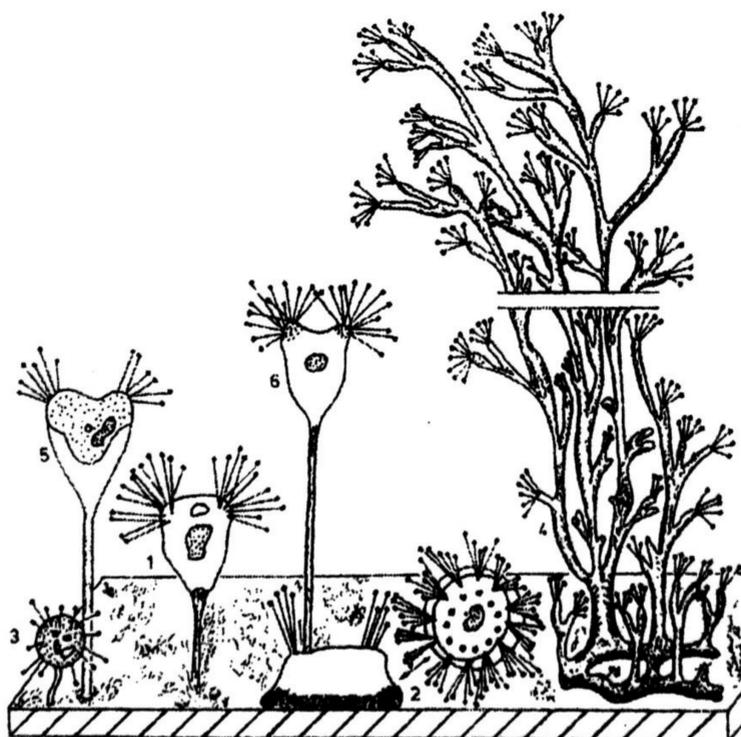


Рис. 1. Суктории, обнаруженные в р. Дунай у г. Гёд.

1 — *Tokophrya lemnae* 70 мкм;

3 — *Podophrya fixa* 40 мкм;

5 — *Acineta flava* (= *A. compressa*) 100 мкм;

2 — *Heliophrya rotunda* 30–85 мкм;

4 — *Dendrosoma radians* 2,5 мм;

6 — *Tokophrya quadrpartita* 175 мкм.

(по М. Bereczky [20]).

Сходная структура поселения характерна не только для инфузорий. Для прикрепленных диатомовых водорослей, поселяющихся на стеблях тростника, отмечена определенная ярусность. Ближайший к поверхности субстрата ярус образуют виды, лишенные стебелька, средний — длинностебельчатые, а также живущие в слизистых раковинах, верхний — колониальные [15].

М. Берецки высказывала предположение, что трофический фактор является не единственным, способствующим формированию такой структуры. В качестве возможной причины она упоминает и характер обтекания субстрата. Влияние этого фактора, на наш взгляд, наиболее наглядно можно продемонстрировать на примере поселения инфузорий на поверхности тела небольших подвижных беспозвоночных — водных жуков и клопов.

Например, на разных поверхностях ноги клопа *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758) особи суктории *Discophrya elongata* (Cl., Lachm., 1859) сориентированы по-разному (рис. 2, А, Б). На наш взгляд, это связано с разным характером обтекания верхней поверхности ноги (рис. 2, А), где суктории сориентированы в одной плоскости, и ее боковой поверхности (рис. 2, Б), где, вероятно, возникают турбулентные вихри и инфузории расположены беспорядочно. Соответственно, поселение в разных участках тела хозяина требует и разных адаптаций [12].



Рис. 2. Ориентация *Discophrya elongata* на верхней (А) и боковой (Б) поверхностях ноги *Ranatra linearis*. Сканирующая электронная микроскопия (А —  $\times 600$ ; Б —  $\times 200$ )

Для сукторий известны случаи, когда особи одного вида, поселяющиеся на элитрах, резко отличаются длиной стебелька от особей, поселяющихся на конечностях хозяев [8, 25]. Нами [7] ранее отмечалось закономерное увеличение длины стебелька суктории *D. lichtensteinii* (Cl., Lachm., 1859) на верхней поверхности тела жука *Huhydrus ovatus* (Linne, 1761) в направлении от переднего к заднему концу тела хозяина (рис. 3, А). Сходная, хотя и менее выраженная тенденция отмечается и в перпендикулярном к главной оси тела жука направлении (рис. 3, Б). Указанные закономерности изменчивости достоверно скоррелированы с характеристиками гидродинамического пограничного слоя у поверхности тела жука [7].

По нашему мнению [10], разнообразие адаптаций прикрепленных организмов к гидродинамическим факторам в значительной мере определяет их распределение вдоль обтекаемого субстрата, а адаптивные изменения длины прикрепительных органов способствуют формированию вертикальной структуры сообщества.

Таким образом, для сообществ простейших перифитона характерно наличие вполне определенной пространственной (лучше сказать, микропространственной) структуры [11, 12], закономерности формирования которой могут быть изучены с использованием методов гидродинамики.

То, что гидродинамические факторы весьма важны для прикрепленных животных, и что организмы размером менее 1 мм обитают в пределах слоя заторможенной жидкости у обтекаемой поверхности — гидродинамического пограничного слоя, показали британские исследователи Н. Сильвестр и М. Сли [27]. Однако эти авторы

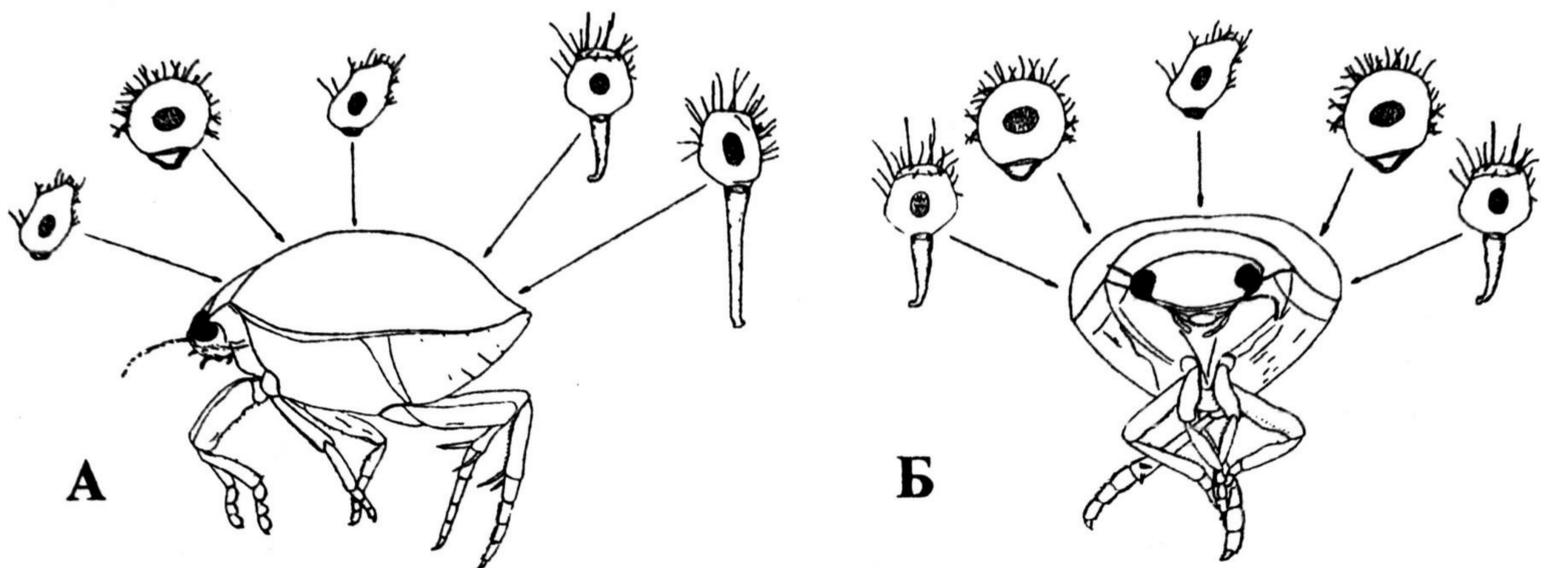


Рис. 3. Изменчивость длины стебелька *Discophrya lichtensteinii* в зависимости от локализации на теле жука *Nymphodrus ovatus* (схема)

лишь охарактеризовали основные типы нагрузки на модельные объекты (тела вращения, сравнимые по форме и размеру с сидячими простейшими) в пограничном слое у поверхности идеальной пластины и цилиндра. Нами исследовались условия обитания прикрепленных простейших (преимущественно сукторий) в реальных условиях, в частности, на верхней поверхности тела их хозяев — водных членистоногих.

Итогом этих наблюдений, а также анализа доступных данных по экологии и изменчивости облигатно прикрепленных протист, является концепция пограничного слоя жидкости как адаптивной зоны сидячих протист [9, 11, 12, 21, 22].

Кратко ее основные положения могут быть сформулированы следующим образом.

1. Простейшие, как и другие прикрепленные организмы размером менее 1 мм, обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя.

2. К числу ведущих факторов среды в пределах пограничного слоя относятся гидродинамические нагрузки — напряжение сдвига (действует на прикрепленный объект с максимальной силой в области его контакта с субстратом), гидродинамический упор (его воздействие возрастает по мере удаления от субстрата и с увеличением диаметра прикрепленного объекта), а также турбулентность и (важнейший фактор) нестационарность пограничного слоя (изменение его толщины и действующих в нем нагрузок, связанное с неравномерным характером обтекания субстрата или неравномерным движением хозяев сидячих простейших).

3. Помимо гидродинамических нагрузок, в пограничном слое существенны и традиционно рассматриваемые факторы — температура, концентрация кислорода, растворенного органического вещества и т. п. Но их воздействие в пограничном слое различно в разных его участках и связано с его пространственной структурой.

4. Вертикальная структура адаптивной зоны включает слой, непосредственно соприкасающийся с обтекаемой поверхностью и по величине равный толщине вытеснения. Здесь практически отсутствует движение воды и из нагрузок действует только напряжение сдвига, кроме которого возможна только молекулярная диффузия. Далее, до границы собственно пограничного слоя, скорость потока повышается. Здесь уже действует и гидродинамический упор. Кроме того, в этом слое возможна конвекционная диффузия, скорость которой во много раз выше молекулярной, что существенно сказывается на транспорте питательных веществ. В направлении от переднего к заднему концу обтекаемого объекта толщина пограничного слоя увеличивается, а величина напряжения сдвига уменьшается. Кроме того, если речь идет не о модельном субстрате (пластине), а о природном объекте, то ближе к заднему его концу происходит отрыв пограничного слоя, и здесь появляются турбулентные вихри, что создает дополнительную нагрузку для обитателей поверхности. Так формируется горизонтальное распределение нагрузок.

5. Наличие определенной структуры пограничного слоя, основные черты которой сохраняются на субстратах разного типа, создает предпосылки для выработки прикрепленными простейшими адаптаций к действующим в разных его участках факторам. Сам пограничный слой представляет собой комплекс потенциальных местообитаний для сидячих простейших и может рассматриваться как их адаптивная зона.

Нам представляется, что эти положения позволяют существенно детализировать понятие «прикрепленный образ жизни простейших». Кроме того, они, на наш взгляд, позволяют уточнить такое понятие, как «микрופерифитон» или (для морских ценозов) «микрообрастание».

Эти термины встречаются в литературе [4, 16, 17], но такие группировки до сих пор не имеют определенной размерной характеристики. Обычно, когда к термину, обозначающему сообщество прикрепленных организмов, добавляют приставку «микро-», в большей степени подразумевают методы исследования (микроскопия) или систематическое положение организмов (упоминаются бактерии, одноклеточные водоросли и простейшие), чем особенности экологии или размеры организмов.

Микрообрастанием (или микрופерифитоном) называется также начальная стадия сукцессии на стерильном субстрате, когда бактерии, одноклеточные грибы, водоросли (главным образом, диатомовые) и простейшие первыми колонизируют погруженные в воду поверхности. Сообщества на этой стадии нередко называют также бактериально-водорослевыми пленками [16].

Действительно, упомянутые выше группы организмов доминируют в перифитоне. В то же время к данному размерному классу относятся не только бактерии, простейшие и грибы, но и достаточно мелкие многоклеточные организмы (гидроиды, коловратки, и т. п.), а также их личиночные стадии.

Следует отметить, что присвоение размерных характеристик, при всей его условности, удобно для оценки функциональной роли той или иной группировки организмов в водных экосистемах. Достаточно упомянуть размерные классы планктонных организмов. По нашему мнению, полезна подобная классификация и для компонентов перифитона.

В этой связи привлекает внимание включающая размерность классификация уровней масштабности активных зон, характеризующихся определенным набором физико-химических и биологических признаков, приведенная в монографии А. А. Протасова [15]. Микрופерифитону здесь в какой-то мере соответствует первая из зон, находящаяся непосредственно на разделе фаз твердый субстрат — вода.

Следует отметить, что порядок величины этой зоны (несколько миллиметров от поверхности субстрата) приблизительно соответствует размерности пограничного слоя. Нам представляется, что такое совпадение не случайно и в пределах перифитали может быть выделена особая зона (микрופерифиталь), особенности функционирования которой определяют, с одной стороны, процессы адсорбции и адгезии, а с другой — гидродинамические факторы, связанные со структурой пограничного слоя воды.

Н. Сильвестр и М. Сли [27] указывают, что в пределах пограничного слоя обитают организмы размером до 1 мм. По данным других авторов [24], пограничный слой у уплощенной поверхности крупных камней в приливно-отливной зоне морей может достигать 10 см. Последний случай достаточно редок, поэтому нам представляется, что условная граница пограничного слоя как биотопа также может составлять несколько миллиметров. Такая размерность перекрывает подавляющее большинство местообитаний с упомянутым специфическим комплексом условий.

По нашему мнению, оправданно отнести к такой зоне организмы, обитающие в пределах гидродинамического пограничного слоя. Тогда микрופерифитон (микрообрастание) может быть определен как группировка водных организмов на границе раздела «твердое тело — вода», которые вследствие мелких (до нескольких миллиметров) размеров обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя. Также микрופерифитон — это стадия развития перифитонного сообщества, на которой

все его компоненты находятся в пределах пограничного слоя. Макроперифитон — группировка прикрепленных водных организмов, размеры которых превышают размерность пограничного слоя.

Следует отметить, что и на более поздних этапах формирования сообщества образующие микроперифитон виды остаются полноценным (и важным) компонентом перифитона в целом. Правда, этапы формирования макроперифитона, вероятно, не наступают на такой обширной группе субстратов, как поверхность тела мелких беспозвоночных (водных насекомых, ракообразных, паукообразных и т. п.). В последнем случае термин «микроперифитон» вполне можно использовать как синоним терминов «эпибионтное сообщество», «сообщество комменсалов» и т. п., особенно если предстоит рассмотреть с позиций перифитологии экологические группировки на разнообразных живых субстратах.

#### *Динамика микропространственной структуры сообществ перифитонных простейших*

Динамические процессы в микроперифитоне, как и в перифитоне в целом, в основном, относятся к двум группам — сезонной динамике (в зонах умеренного климата) [4] и колонизации новых (стерильных) субстратов [15, 16]. Они имеют свою специфику на субстратах разного типа, которая определяется, главным образом, тем, живой или косной субстрат заселяется [6].

Следует отметить, что в литературе немного сведений о динамике микроперифитона. Что касается изменений микропространственной структуры, то такие работы, к сожалению, единичны. В частности, в доступной нам литературе не оказалось сведений по сезонной динамике структуры таких сообществ. Нами также не проводились специальные исследования подобного рода.

Дополнительный анализ наших сезонных наблюдений над сообществами прикрепленных сукторий [6] показывает, что, по предварительным оценкам, сложившаяся микропространственная структура их сообществ не подвержена сезонным изменениям. Одни доминирующие виды замещались другими, но соотношение, в частности, распластанных по субстрату и стебельчатых форм оставалось одинаковым. Эта оценка очень приблизительна, и пока имеющиеся сведения позволяют обсуждать только процессы заселения стерильных субстратов.

Следует отметить, что причины появления в водоемах свободных от обрастания субстратов могут быть разными. В частности, считается, что местообитания морского обрастания являются нестабильными, вследствие чего эти сообщества никогда не достигают в своем развитии климаксовой стадии. Сукцессия сообществ морского обрастания прерывается различными факторами (штормами, хищниками, денудацией, абразией), причем сообщества оказываются «отброшенными» на более ранние стадии сукцессии (Ошурков, 1992, цит. по [16]).

По нашему мнению, для микроперифитона существенными факторами нестабильности могут быть выедание организмов крупными животными-соскабливателями, например, брюхоногими моллюсками, и периодическая линька или гибель хозяев, заселение молодых особей последних (для обитателей поверхности тела подвижных беспозвоночных), а также нестационарность пограничного слоя.

Несомненно, на субстратах разного типа динамика микропространственной структуры будет различаться в деталях. Например, при соскабливании микроперифитона вполне возможны процессы самосборки, когда часть отделенных от субстрата организмов может достаточно быстро вернуться на него [16], восстановив в какой-то степени существовавшую ранее структуру. Тем не менее, основные этапы формирования микропространственной структуры сообщества сидячих простейших, на наш взгляд, будут сходными, так как они связаны (хотя и косвенно) со структурой пограничного слоя [10].

Экспериментальные наблюдения над процессами формирования сообществ обрастания проводились, в основном, на косных субстратах. В большинстве случаев отмечается закономерная смена сообществ обрастания. Первыми на субстратах поселяются бактерии, затем диатомовые водоросли, простейшие (инфузории), затем происходит поселение многоклеточных организмов [17].

В упомянутой последовательности нетрудно проследить поселение форм, все более поднятых над субстратом. При этом соответственно меняется относительная роль разных гидродинамических нагрузок. Ранее нами изменение пространственной структуры сообщества обрастания рассматривалось в историческом плане [10]. Однако сходные этапы можно выделить и для формирования микропространственной структуры при колонизации стерильного субстрата.

Существуют свидетельства в пользу того, что и простейшие, и макрообрастатели неспособны колонизировать субстрат, если на нем не сформировалась бактериальная пленка. По нашему мнению [10], сидячие простейшие, возможно, не могут прикрепиться к поверхности субстрата, так как у них отсутствуют адаптации для фиксации на стерильной поверхности. В связи с этим, мы рассматриваем поселение простейших в качестве особого этапа формирования микроперифитона.

Первый этап — формирование пленочного (двухмерного) сообщества (рис. 4, А). Начинается с поселения бактерий, а затем лишенных прикрепительных органелл протист — диатомовых, распластанных по субстрату форм инфузورий, неприкрепленных протист и т. п.

Мелкие клетки при этом оказываются в пределах диффузного пограничного слоя, где они получают питательные вещества только за счет молекулярной диффузии. Основной гидродинамический фактор в этот период — напряжение сдвига, величина которого снижается по направлению к заднему концу обтекаемого субстрата. Адаптированные к разной его величине виды — компоненты сообществ обрастания, вероятно, распределяются по разным участкам субстрата, формируя, таким образом, горизонтальную структуру группировки (рис. 4, А).

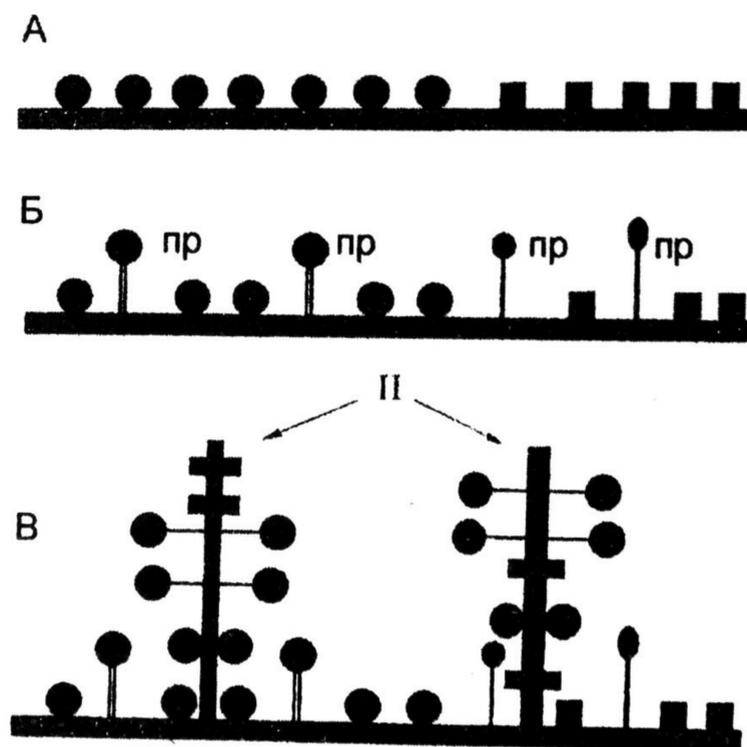


Рис. 4. Этапы становления микропространственной структуры сообщества перифитонных простейших в процессе колонизации субстрата (схема):

А — пленочное (двухмерное) сообщество;

Б — трехмерное сообщество микроперифитона;

В — сообщество макроперифитона.

Черными кружками и квадратами обозначены разные виды — компоненты сообщества; пр — стержневидные простейшие;

II — вторичные сообщества (по И. В. Довгалю [10]).

Как уже отмечалось, существует мало экспериментальных исследований этого этапа. Косвенным подтверждением могут служить наши данные по колонизации стекол обрастания инфузориями в реках Десна и Днепр [5], согласно которым, в первые двое суток на стеклах доминировали лишенные стебелька суктории (*H. rotunda*), а затем соотношение начало изменяться в пользу стебельчатых видов (*Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877), *Acineta* sp. и др.) (рис. 5).

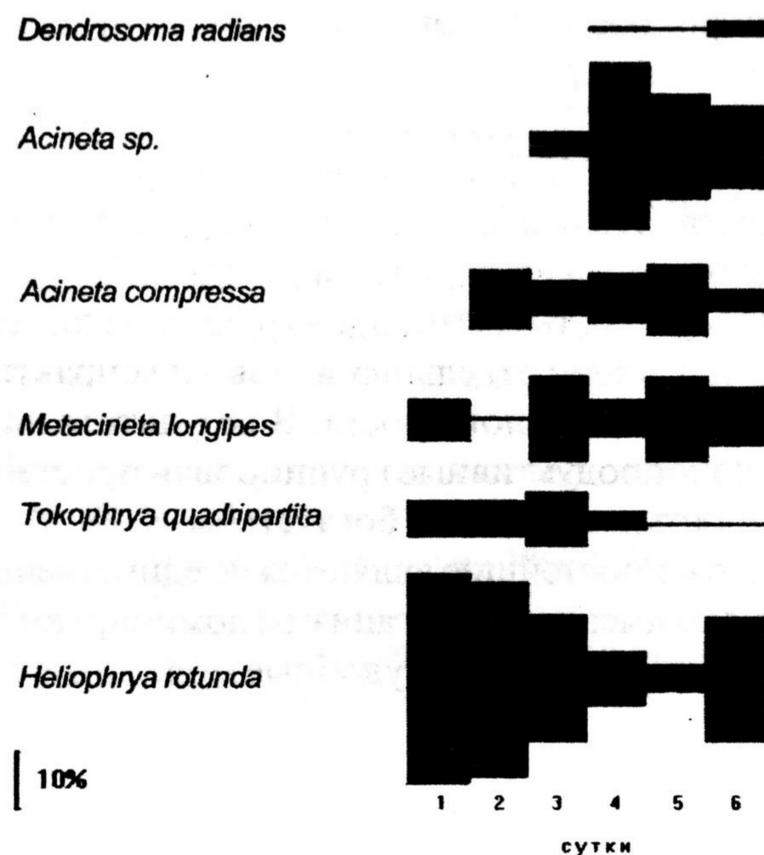


Рис. 5. Изменение доли видов сукторий в процессе колонизации стекол обрастания (по И. В. Довгалю [5] с изменениями)

Второй этап — формирование трехмерного сообщества (рис. 4, Б), наступает, когда прикрепившиеся расселительные стадии (бродяжки) стебельчатых простейших проходят метаморфоз и секретируют прикрепительные органеллы. Благодаря наличию стебельков (или стеблевидных выростов раковины) они имеют возможность подниматься над субстратом в область конвекционной диффузии. Основным фактор для этих организмов — гидродинамический упор. В зависимости от наличия адаптаций уже к этому фактору, одни виды поселяются так, что их клетка остается в пределах толщины вытеснения, другие, с более эффективными системами защиты от этой нагрузки, выходят за пределы толщины вытеснения и оказываются в более комфортных условиях массообмена.

Третий этап — формирование сообщества макрообрастателей (рис. 4, В). При этом пространственная структура существенно меняется за счет более крупных размеров организмов, на которых образуются вторичные сообщества из прокариот и сидячих простейших. На данном этапе характер обтекания субстратов значительно усложняется, а на организмы действует сложный комплекс гидродинамических и иных абиотических и биотических факторов.

Первый и второй из перечисленных этапов соответствуют стадии микроперифитона.

Следует отметить, что предложенная классификация этапов достаточно условна, так как их проявление должно в значительной степени зависеть от условий конкретного водоема и характера субстрата. В условиях проточности временной промежуток между первым и вторым этапами может быть исчезающе мал или вообще отсутствовать. В упомянутых нами исследованиях [5] стебельчатые и бесстебельчатые суктории заселяли субстрат практически синхронно (рис. 5). Во всяком случае, суточный интервал между подсчетами оказался недостаточно мал, чтобы заметить различия во времени их поселения. На небольших по площади субстратах, особенно

на поверхности тела беспозвоночных, могут формироваться простые, одно- двух-компонентные сообщества простейших, а стадия формирования макрообрастаний вообще не наступает в связи с недостатком пространства. Все это требует дополнительных исследований, а упомянутая схема — существенного уточнения. Тем не менее, мы полагаем, что она отражает некоторые общие особенности формирования микропространственной структуры группировок перифитонных протистов.

Таким образом, микропространственная структура группировок прикрепленных простейших в значительной мере определяется параметрами гидродинамического пограничного слоя, который образуется у поверхности субстрата. Его неоднородность создает предпосылки для формирования на поверхности субстратов сложных многовидовых сообществ. Эта особенность еще усиливается разнообразием структуры поверхностей субстратов и их физических свойств. Нестабильность условий, в которых располагаются субстраты, вызывает в группировках микрообрастаний сукцессионные процессы, популяции отдельных видов в них практически постоянно находятся на стадии экспоненциального роста. В результате на субстратах разного типа формируются высокопродуктивные группировки простейших, характеризующиеся высокой численностью и видовым богатством.

Следует отметить, что простейшие являются не единственными компонентами микроперифитона, однако именно эти организмы доминируют в таких сообществах, благодаря чему они представляют собой удобные модельные объекты при исследованиях перифитона.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Брайко В. Д., Далекая Л. Б. Роль бродяжек инфузорий ценоза обрастаний в планктоне и особенности их экологии // Изв. АН СССР. 1984. № 6. С. 880–886.
2. Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд-во МГУ, 1984. 208 с.
3. Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1992. 208 с.
4. Бобкова А. Н. Сезонные изменения структуры и биохимического состава микроперифитона // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 2. С. 33–37.
5. Довгаль И. В. Влияние проточности на колонизацию щупальцевыми инфузориями (Ciliophora, Suctoria) стекол обрастания // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 2. С. 37–41.
6. Довгаль И. В. Сезонные изменения в фаунистических комплексах пресноводных щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) в водоемах Украины // Вестн. зоологии. 1994. Т. 28. № 1. С. 53–58.
7. Довгаль И. В., Кочин В. А. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью // Вестн. зоологии. 1995. Т. 29. № 4. С. 19–24.
8. Довгаль И. В. Определитель щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) фауны Украины // Вестн. зоологии. 1996. Отд. вып. № 2. 42 с.
9. Довгаль И. В. Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora) // Вестник зоологии. 1998а. Т. 32. № 1–2. С. 18–29.
10. Довгаль И. В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 12–15.
11. Довгаль И. В. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61. № 3. С. 290–304.
12. Довгаль И. В. Простейшие — обитатели пограничного слоя // Природа. 2001. № 9. С. 73–78.
13. Дуплаков С. Н. Исследования процесса обрастания в Глубоком озере // Тр. гидробиол. станции на Глубоком озере. 1925. Т. 6. Вып. 2/3. С. 20–33.
14. Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. лимнол. станции Косино. 1933. Том 16. С. 9–136.
15. Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
16. Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та., 1998. 272 с.

17. Серавин Л. Н., Миничев Ю. С., Раилкин А. И. Изучение обрастания и биоповреждения морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 5–28.
18. Струминский В. В. Аэродинамика и молекулярная газовая динамика. М.: Наука, 1985. 236 с.
19. Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя. М.: Наука, 1974. 712 с.
20. Bereczky M. C. Interspecific relationship of some Suctoria species in the Danube // Arch. Protistenk. 1990. B. 138. P. 251-255.
21. Dovgal I. V., Kochin V. A. Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 2. С. 67–74.
22. Dovgal I. V. Some regularities in sessile protists evolution // Study and protection of the animal world on the end of the century. Baku: Elm, 2001. P. 111–115.
23. Fenchel T. Ecology of Protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists. Berlin, etc.: Science Tech. Publishers, 1987. 197 p.
24. Koehl M. A. R. How do benthic organisms withstand moving water? // Amer. Zool. 1984. Vol. 24. № 1. P. 57–70.
25. Matthes D. Sessile Ciliaten und ihre Adaptationen an die symphorionte Lebensweise // Zool. Anz. 1974. B. 192. № 3/4. S. 153–164.
26. Nachtigal W. Uber Kinematik, Dinamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden // Z. Verl. Physiol. 1960. B. 43. S. 48–118.
27. Silvester N. R., Sleigh M. A. The forces influencing on microorganisms at surfaces in flowing water // Freshwater Biol. 1985. Vol. 15. № 4. P. 433–448.

*Борис Георгиевич АЛЕКСАНДРОВ —  
Одесский филиал Института биологии  
южных морей Национальной академии  
наук Украины, Одесса, Украина*

УДК 574.652:57.087

## **БЛИЖАЙШЕЕ ЖИЗНЕННОЕ ПРОСТРАНСТВО ОБРАСТАНИЯ И СПОСОБ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЕГО ОБЪЕМА**

*АННОТАЦИЯ. Для определения роли обрастания в функционировании водных экосистем предлагается способ определения величины его жизненного пространства. Показано, что животные-обрастатели способны существенно увеличить объем воды, с которой взаимодействует сообщество, по сравнению с геометрическим объемом в пределах контура его структурных элементов.*

*A method of size determination of vital space fouling community is offered for estimating its role in aquatic ecosystem functioning. It is shown that fouling animals are able to substantially multiply the volume of water as compared to a geometrical volume within the limits of contour of structural elements of community.*

Поскольку в экосистемах биологические объекты и среда их обитания тесно связаны между собой, особый интерес представляет проблема определения пространственных границ их взаимодействия. При выделении отдельных экосистем границы устанавливаются в пределах пространства, в котором осуществляется полный круговорот вещества и энергии. Наряду с физико-химическими превращениями биогенных веществ, наиболее активно их трансформация осуществляется гидробионтами, в частности, сообществом обрастания. В этом случае вода, обтекая поверхности