

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

твердых субстратов, занятых организмами, теряет питательные вещества (растворенные и взвешенные) за счет их потребления водорослями, беспозвоночными, рыбами, и обогащается их метаболитами. Особенностью организмов является их способность расширять границы жизненного пространства, в пределах которого осуществляется трофическое взаимодействие с окружающей средой.

Водоросли расширяют свое жизненное пространство за счет увеличения площади фотосинтетической поверхности тела, посредством чего достигается увеличение количества потребляемых биогенных веществ в единицу времени. Если макрофиты расширяют свое жизненное пространство путем увеличения разветвленности талломов, то фитопланктон — сокращением объема клеток, что способствует увеличению их концентрации, а следовательно, и общей фотосинтетической поверхности популяции в единице объема воды [18].

Животные, наряду с возможностью поглощать растворенные органические вещества через внешние покровы тела, обладают морфологическими приспособлениями, существенно увеличивающими зону трофического взаимодействия по сравнению с растениями. Это достигается, прежде всего, совершенствованием фильтрационного аппарата. Например, у простейших, гребневиков, медуз, полихет, ракообразных и других животных цедильный аппарат образуется за счет различных выростов тела (щетинок, ресничек, антенн, конечностей), благодаря движению которых создаются токи воды, направляющие объекты питания к пищеварительным органам. Губки, двустворчатые моллюски, асцидии и другие беспозвоночные имеют специальные сифоны, через которые осуществляется прокачка значительных объемов воды. Различия адаптационных приспособлений к питанию объясняют широкий диапазон объемов ближайшего жизненного пространства ($V_{\text{БЖП}}$) у животных. В частности, $V_{\text{БЖП}}$ ночесветки *Noctiluca scintillans*, образуемый за счет движения щупальца-жгутика, примерно равен объему ее тела — около $0,15 \cdot 10^{-3} \text{ см}^3$ [11]. Типичные представители пресноводного планктона дафнии за сутки профильтровывают от 0,01 до 0,8 см^3 воды, что в 3–8 раз превышает объем их тела [7]. Черноморский гребневик *Pleurobrachia rhodopis* способен увеличить $V_{\text{БЖП}}$ до $4 \cdot 10^3 \text{ см}^3$ за счет движения ловчих щупальцев, что в 6000 раз превышает объем его тела [10]. Еще в большей степени способность увеличивать объем жизненного пространства за счет фильтрационной деятельности выражена у донных беспозвоночных, в частности, таких распространенных обрастателей пресных и морских вод, как губки и двустворчатые моллюски, которые способны пропускать через себя количество воды, на 4–5 порядков превышающее их средний объем. По обобщенным данным, различные губки объемом около 10 см^3 за сутки прокачивают $1 \cdot 10^5$ – $2 \cdot 10^6 \text{ см}^3$ воды [8]. Суточный объем профильтрованной воды такого массового вида как мидия *Mytilus edulis*, составляет $9 \cdot 10^5 \text{ см}^3$ при размерах тела всего 11 см^3 [5, 9]. У таких активных пловцов, как сагитты и рыбы, увеличение обитаемого пространства достигается за счет увеличения собственной подвижности.

В первых публикациях, посвященных разработке теоретических основ гидробиологической мелиорации [17–19] и направленных на поиск количественных зависимостей между биологическими и физическими параметрами обрастания, подчеркивалась необходимость учета зоны взаимодействия гидробионтов со средой обитания. Особое внимание уделялось определению истинных границ этой зоны. Поскольку основным объектом упомянутых работ были водоросли — это нашло свое отражение и в определении понятия БЖП. Обитаемое пространство водного растительного полога определялось как объем воды в его геометрических границах, БЖП фитопланктона предлагалось считать равным объему воды, в котором он распределен. Объем воды в БЖП рассчитывался как разность его геометрического объема (V_r) и суммарного объема всех находящихся в нем растений (V_p): $V_{\text{БЖП}} = V_r - V_p$. Понятие БЖП отличалось от «биотопа», как местообитания живых существ, определением его объема [17]. Вместе с тем, исследования обрастания в пределах фотического

слоя показали отсутствие чисто растительных либо животных сообществ, начиная с этапа формирования бактериально-диатомовой пленки до зрелого климаксного сообщества [12, 15]. В более глубоких слоях воды, куда не проникают солнечные лучи, сообщество обрастания, наряду с бактериями и грибами, представлено исключительно животными. Присутствие в составе постоянных компонентов обрастания беспозвоночных, особенно моллюсков-фильтраторов, способствует увеличению БЖП всего сообщества в целом за счет процессов активной фильтрации воды даже в условиях отсутствия течений и ветрового перемешивания. Таким образом, животные существенно увеличивают объем жизненного пространства всего сообщества обрастания за счет собственной функциональной активности, зависящей, в свою очередь, от их численности и биомассы.

Определяя понятие «ближайшее жизненное пространство — как геометрическое пространство, непосредственно прилегающее к биологической системе, в котором наиболее велики градиенты химических веществ, участвующих в обмене между биосистемой и окружающей средой» [18], в него необходимо внести существенное дополнение: «...которое определяется пространством в геометрических границах самой биологической системы и той частью объема окружающей среды, которая вовлекается в сферу ее жизненных процессов за счет физиологической активности». Для практических целей БЖП обрастания следует определить как геометрический объем воды в пределах контура его структурных элементов плюс объем воды, активно вовлекаемый животными обрастания в течение суток. Такой временной интервал определяется продолжительностью элементарного цикла фотосинтетической активности автотрофного компонента сообщества. Из величины $V_{\text{БЖП}}$, определенного таким способом, следует вычесть суммарный объем всех организмов обрастания, однако при расчетах крупных объектов эта величина оказывается соизмеримой с погрешностью производимых вычислений, и ею можно пренебречь.

Для определения величины $V_{\text{БЖП}}$ были обобщены имеющиеся в литературе данные относительно фильтрационного питания гидробионтов самых разных систематических групп, населяющих пресные и морские водоемы. Размерный диапазон животных, включенных в анализ, составил девять порядков величин: от 10^{-8} до 10^2 см³. При этом наряду с информацией относительно объемов фильтруемой воды обращалось внимание на размеры самих гидробионтов, энергетический эквивалент веса тела, а также интенсивность их дыхания, поскольку метаболизм сопряжен с процессами роста и питания организмов непосредственно. Для выведения обобщающих зависимостей, применимых к широкому спектру водных беспозвоночных, количество исходных данных по бентическим организмам было уравновешено соответствующей выборкой по планктонным животным (табл. 1).

Анализ собранных и обобщенных данных показал высокую степень зависимости объема фильтрации от всех исследованных биологических характеристик гидробионтов на уровне значимости 99% (табл. 2).

Несмотря на то, что зависимость между скоростью фильтрации и дыханием заняла промежуточное положение по степени связи, если сравнивать с объемом и калорийностью организмов, она имеет большее значение для практического использования благодаря наличию в литературе многочисленных формул вычисления скорости метаболизма животных по их размеру или весу (массе). Было установлено, что в наибольшей степени скорость фильтрации воды связана с объемом тела организмов. В связи с ограничениями размеров пелагических животных, адаптированных к «парению» в водной толще, их фильтрационная активность не превышает 1000 см³.

Исключение составляют представители макропланктона — гребневики и медузы, соизмеримые с донными обитателями. В свою очередь объем воды, прокачиваемый за сутки бентосными беспозвоночными, существенно выше и лежит в диапазоне 10^2 – 10^7 см³·сут⁻¹ (рис. 1).

Интенсивность фильтрации воды гидробионтами (F, см³·сут⁻¹)
и их некоторые биологические характеристики

Таксономическая группа, вид (стадия развития)	F, см ³ ·сут ⁻¹	V, см ³	Q, Дж	R, Дж·сут ⁻¹	Автор
П Л А Н К Т О Н					
INFUSORIA					
<i>Tintinnopsis cf. acuminatales</i>	0,028	8·10 ⁻⁸	2,3·10 ⁻⁵	5,3·10 ⁻⁶	[25]
STENOPHORA					
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	1322	4,86	116	34,675	[6, 22]
	5493	11,167	232	71,495	
BIVALVIA					
<i>Mytilus edulis</i> (велигеры)	0,415	5,8·10 ⁻⁷	1,69·10 ⁻³	0,3·10 ⁻³	[31, 32]
	2,298	4,3·10 ⁻⁶	13,7·10 ⁻³	1,08·10 ⁻³	
	0,477	8,4·10 ⁻⁷	4,9·10 ⁻³	2,84·10 ⁻³	[26]
	3,443	5,1·10 ⁻⁶	55,0·10 ⁻³	14,4·10 ⁻³	
CLADOCERA					
<i>Daphnia longispina</i>	0,685	1,4·10 ⁻⁵	0,223	0,045	[7]
<i>Daphnia pulex</i>	3,828	8,3·10 ⁻⁵	1,256	0,180	
<i>Daphnia magna</i>	14,503	0,17·10 ⁻³	2,616	0,325	
<i>Daphnia sp.</i>	0,048	0,01·10 ⁻³	0,105	0,024	
COPEPODA					
<i>Calanus pacificus</i> (N-III) (N-V) (C-V)	2,4	1,2·10 ⁻⁵	0,028	0,142	[23]
	49,0	0,02·10 ⁻³	0,046	0,185	[29]
	401,5	0,73	1679	45,931	
<i>Calanus finmarchicus</i> (N-V) (C-I) (C-II) (C-III) (C-V+VI)	1,7	3·10 ⁻⁶	0,042	0,006	[16]
	2,8	2,8·10 ⁻⁵	0,092	0,039	
	6,4	4,3·10 ⁻⁵	0,226	0,115	
	9,2	0,12·10 ⁻³	0,783	0,162	
	100	0,63·10 ⁻³	3,76	0,431	
<i>Calanus cristatus</i>	264	0,0176	40,5	6,499	[33]
<i>Pseudocalanus minutus</i> (A)	9	1,4·10 ⁻⁵	0,041	0,025	[16]
<i>Centropages hamatus</i> (C-VI) (A)	13	3,3·10 ⁻⁵	0,09	0,041	[16]
	15	4,7·10 ⁻⁵	0,128	0,055	
<i>Temora longicornis</i> (C-VI) (A)	16	3,3·10 ⁻⁵	0,121	0,032	
	22	4,7·10 ⁻⁵	0,287	0,173	
<i>Acartia clausi</i> (A)	9	3,1·10 ⁻⁵	0,089	0,067	
<i>Oithona similis</i> (A)	0,02	0,6·10 ⁻⁵	0,018	0,014	
<i>Eurytemora affinis</i>	0,95	0,1·10 ⁻⁴	0,023	0,062	[21]
TUNICATA					
<i>Pegea confederala</i>	147·10 ⁵	15,3	35·10 ³	588,8	[24]
Б Е Н Т О С					
SPONGIA					
	105·10 ⁴	10	18300	54,1	[8]
MOLLUSCA					
<i>Unio pictorum</i>	136·10 ⁴	38	120·10 ³	1,3·10 ³	[7]
	501·10 ⁴	90	270·10 ³	2,3·10 ³	
<i>Anodonta cygnea</i>	154·10 ⁴	40	80·10 ³	928	
<i>Dreissena polymorpha</i>	218	0,056	45,15	3,31	[4, 30]
	1264	3,631	2,6·10 ³	70,4	
<i>Corbicula sp.</i>	6460	3,5	4,5·10 ³	106,1	[4]
<i>Mytilus edulis</i> (спат)	106,4	0,17·10 ⁻³	1,22	0,342	[26]
	10,4·10 ³	0,011	59,78	14,448	
<i>Mytilus edulis</i>	139·10 ³	25,6	14·10 ³	234,3	[34]
	190·10 ³	4,71	21·10 ³	332,6	[22]
	585·10 ³	20,3	91·10 ³	1017,3	
	543·10 ³	18,7	106·10 ³	1142,9	
	933·10 ³	43,4	182·10 ³	1714,7	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	62·10 ³	11	6·10 ³	187,8	[14, 20]
	41·10 ³	32	17·10 ³	409,2	
<i>Mytilaster lineatus</i>	204	0,014	9,28	0,488	[9]
	1288	0,181	110,9	8,9	
<i>Modiola adriaticus</i>	43,37	0,0154	70,5	1,82	[7, 13]
	4400	0,344	1243	15,74	

Продолжение табл. 1

<i>Modiolus modiolus</i>	122 · 10 ³	30	16,9 · 10 ³	405,5	[28]
<i>Cerastoderma edule</i>	881	0,133	189	9,72	[5]
<i>Cardium edule</i>	39,2 · 10 ³	0,378	491	19,97	[28]
<i>Cardium echinatum</i>	108 · 10 ³	5,255	21,5 · 10 ³	344,5	
<i>Clinocardium nuttallii</i>	151 · 10 ³	12,02	51,8 · 10 ³	666,6	[22]
	163 · 10 ³	19,93	59,5 · 10 ³	740,5	
	179 · 10 ³	13,3	64,1 · 10 ³	783,3	
	200 · 10 ³	14,7	64,3 · 10 ³	785,2	
	242 · 10 ³	24,98	93,5 · 10 ³	1040,9	
<i>Macoma nasuta</i>	544	1,18	5,0 · 10 ³	115,6	[22]
	683	1,28	5,3 · 10 ³	120,6	
	2506	5,55	28,1 · 10 ³	420,6	
	2678	6,43	28,7 · 10 ³	427,7	
	2,64 · 10 ³	6,55	28,8 · 10 ³	428,4	
<i>Chlamys hastata</i>	354 · 10 ³	8,77	36,7 · 10 ³	514,2	[22]
	381 · 10 ³	9,92	39,6 · 10 ³	544,9	
	441 · 10 ³	12,7	46,3 · 10 ³	612,8	
	445 · 10 ³	13,27	46,6 · 10 ³	616,2	

Обозначения: N — науплиальные и C — копеподидные стадии развития копепод;
 A — половозрелые особи;
 V — объем тела, см³ (равный сырой массе, г, при условии, что плотность воды равна 1);
 Q — энергетический эквивалент массы тела (калорийность), Дж·экз⁻¹;
 R — скорость энергетического метаболизма (дыхания), Дж·сут⁻¹·экз⁻¹.

Примечание. При нахождении некоторых биологических характеристик исследованных организмов были использованы зависимости, приведенные в литературе [2, 3].

Таблица 2

Зависимость скорости фильтрации воды гидробионтами (F, см³·сут⁻¹) от их некоторых биологических характеристик

Биологические характеристики (X)	Параметры зависимости F = a · X ^b		Коэффициент корреляции
	a	b	
Объем тела (V), см ³	12,8 · 10 ³	0,773	0,359
Энергетический эквивалент массы тела (Q), Дж · экз ⁻¹	25,3	0,804	0,326
Дыхание (R), Дж · экз ⁻¹ · сут ⁻¹	148	1,034	0,348

Примечание. Критическое значение коэффициента корреляции для уровня вероятности 0,99 равно 0,33 (n = 67).

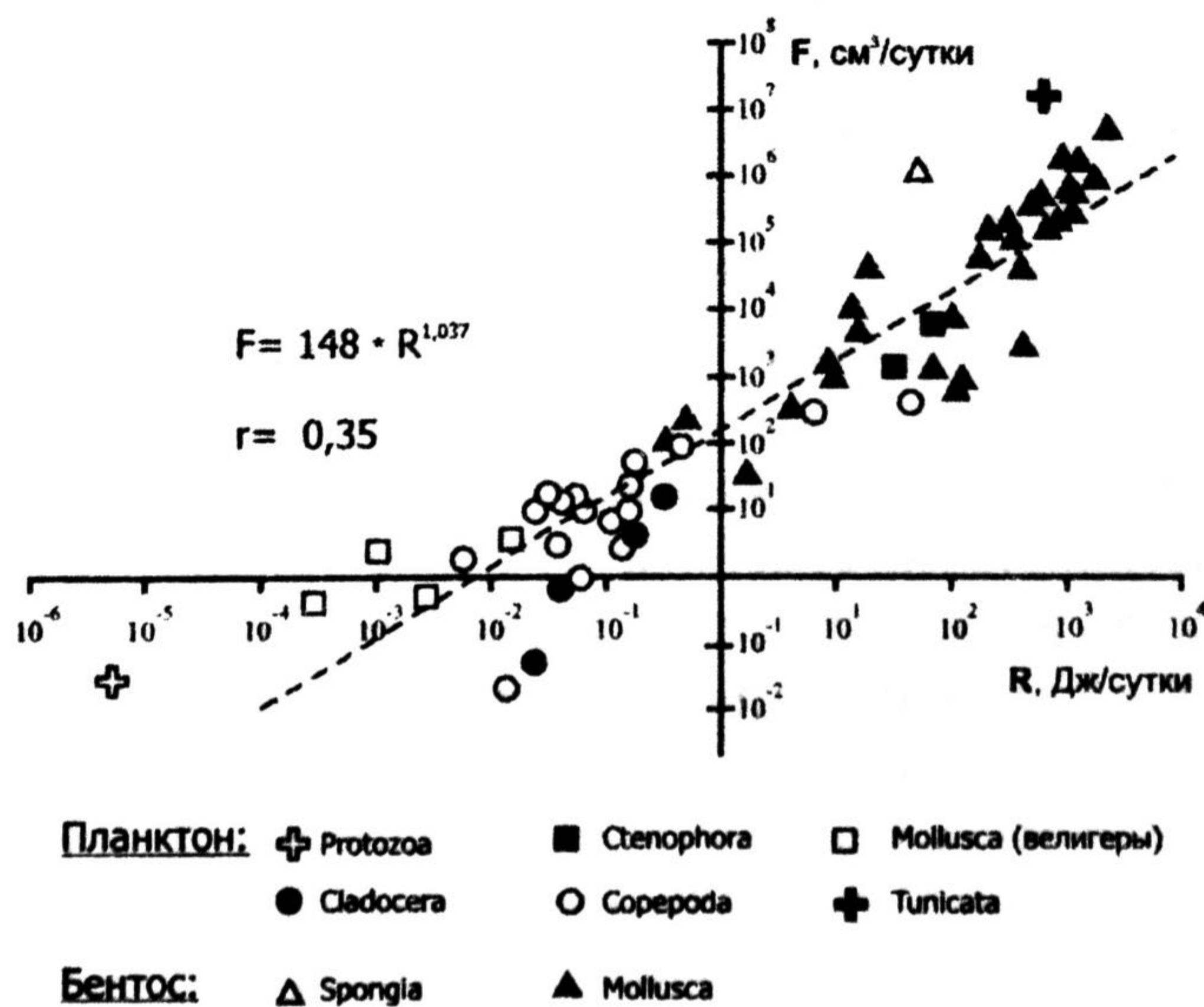


Рис. 1. Зависимость скорости фильтрации воды (F, см³/сут) водными беспозвоночными от интенсивности их дыхания (R, Дж/сут)

Как уже отмечалось выше, объем БЖП обрастания определяется, наряду с водным пространством, непосредственно окружающим прикрепленные организмы, объемами воды, активно вовлекаемыми гидробионтами в процессе их жизнедеятельности.

Таким образом, суточный объем фильтрации воды беспозвоночными можно рассматривать как часть $V_{\text{БЖП}}$. Соответственно, в тех случаях, когда объем фильтрации существенно превышает геометрическое пространство обрастания, как это имеет место в случаях зрелого сообщества с преобладанием животной компоненты, уравнения, представленные в табл. 2, могут быть использованы для определения $V_{\text{БЖП}}$. Используя осредненные данные по структуре (средняя численность и биомасса) обрастания прибрежной зоны Черного моря в районе Одесского залива и уравнение для расчета объема фильтрации по интенсивности дыхания беспозвоночных (табл. 2), был вычислен $V_{\text{БЖП}}$ для различных типов обрастания твердых субстратов, которые в какой-то степени соответствуют различным стадиям сукцессии зрелого сообщества. А именно, эпифитон — или животное обрастание многоклеточных водорослей (начальная стадия формирования обрастания); обрастание «балянусного» типа — названное в честь доминирующего вида *Balanus improvisus*, формируемое преимущественно в приповерхностном слое водной толщи на границе море — атмосфера — твердый субстрат (промежуточная стадия развития сообщества морских прикрепленных организмов) и обрастание «мидийного» типа — зрелое климаксное сообщество с видом-эдификатором *Mytilus galloprovincialis* (табл. 3).

Оказалось, что недоучет объема жизненного пространства климаксного сообщества (обрастание «мидийного типа») составляет всего 9% величины, рассчитанной по объему фильтрации вида-эдификатора. В случаях же эпифитона и обрастания «балянусного типа», где вклад других беспозвоночных не уступал (и даже превышал) мидии, $V_{\text{БЖП}}$ оказался заниженным на 87–94% (см. табл. 3). С учетом произведенной корректировки выводы относительно сопоставления объемов воды, вовлекаемых животными (см. табл. 1) в жизненное пространство обрастания с максимальным объемом, занимаемым растительным пологом ($0,01 \text{ м}^3$ на 1 м^2 поверхности субстрата), изменятся существенным образом. Обитаемое пространство беспозвоночных эпифитона, приходящееся на 1 м^2 твердого субстрата, составит $(5,6 \pm 2,8) \cdot 10^{-2} \text{ м}^3$, беспозвоночных обрастания «балянусного типа» — $12,3 \pm 6,3 \text{ м}^3$. Соответственно в случае эпифитона $V_{\text{БЖП}}$, формируемый за счет беспозвоночных, был ниже, чем у водорослей, в 1,8 раз, а в случае балянусного обрастания — превысил его на 2 порядка. Таким образом, в развитых сообществах определение объема жизненного пространства обрастания вполне допустимо осуществлять через расчет суточного объема фильтрации доминирующих видов, в остальных случаях целесообразно использовать выведенные зависимости по нахождению $V_{\text{БЖП}}$ через интенсивность дыхания, энергетический эквивалент массы, либо объем тела гидробионтов.

Определение жизненного пространства обрастания имеет не только теоретический смысл, позволяя, например, сравнивать разные сообщества обрастания между собой или ранжировать их по функциональной активности, показателем которой является величина $V_{\text{БЖП}}$, но и практический, т. к. позволяет оценивать эффективность самоочищения водных экосистем сообществом обрастания [1].

Таблица 3

Определение объема ближайшего жизненного пространства ($\text{см}^3 \cdot \text{м}^{-2}$)*
различных типов обрастания прибрежной зоны Черного моря

Компонент структуры обрастания		Тип обрастания		
Трофическая группа	Вид	Эпифитон	«Баланусный»	«Мидийный»
Сестонофаги	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	137256	1176953	244201705
	<i>Balanus improvisus</i>	156022	4245141	9761588
	<i>Mytilaster lineatus</i>	18357	2224319	2257350
	<i>Mya arenaria</i>	0	0	24370
	<i>Cerastoderma glaucum</i>	0	0	4644
	<i>Lentidium mediterraneum</i>	0	0	139
Фитофаги	<i>Rissoa splendida</i>	3098	0	440
	<i>Rissoa membranacea</i>	0	0	440
	<i>Theodoxus fluviatilis</i>	1343	4249	52871
	<i>Setia valvatoidea</i>	8494	4915	70947
	<i>Dexamine spinosa</i>	0	0	145
	<i>Amphithoe vaillanti</i>	418	6929	4027
	<i>Exogone gemmifera</i>	134	0	0
Детритофаги	<i>Abra ovata</i>	0	0	592
	<i>Hydrobia acuta</i>	0	0	148
	<i>Nereis succinea</i>	5452	20010	125834
	<i>Nereis diversicolor</i>	3812	0	38741
	<i>Polydora ciliata</i>	0	135	654
	<i>Ampelisca diadema</i>	285	272	0
	<i>Jaera sarsi</i>	4468	1343	6819
	<i>Stenothoe monoculoides</i>	11156	5048	6598
	<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	685	2292	29985
	<i>Cricotopus vitripennis</i>	0	143	0
	<i>Jassa oca</i>	20267	32405	35049
	<i>Erichthonius difformis</i>	38595	20430	39458
	<i>Corophium bonelli</i>	12135	11061	11205
	<i>Atylus guttatus</i>	0	0	0
<i>Palaemon adspersus</i>	0	0	6018	
Фито-детритофаги	<i>Sphaeroma pulchellum</i>	104158	229239	1827902
	<i>Idotea baltica basteri</i>	1619524	339710	2535073
	<i>Gammarus insensibilis</i>	44351	0	0
	<i>Marinogammarus olivii</i>	79642	450828	6136625
	<i>Chaetogammarus ischnus</i>	145	0	0
	<i>Melita palmata</i>	440	3211	111042
	<i>Dikerogammarus villosus</i>	0	0	7912
Хищники	<i>Actinothoe clavata</i>	0	0	436
	<i>Turbellaria</i>	0	1583	12459
	<i>Nemertini</i>	0	1583	27110
	<i>Odostomia rissoides</i>	0	139	24056
	<i>Chironomus s.</i>	0	134	136
	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	0	0	1766
ВСЕГО		2270239	8782072	267364284
V _{БЖП} мидии в объеме всего сообщества, %		6,0	13,4	91,3

Примечание. Определение V_{БЖП} осуществлено по данным численности и средней биомассы видов с использованием зависимостей из табл. 2; для мидии *M. galloprovincialis* при расчете V_{БЖП} использовалась зависимость $F, \text{мл} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1} = 509 \cdot WW, \text{г}^{0.61} \cdot WW$ [4], с учетом поправки на температуру воды и допущение, что общая продолжительность непрерывной фильтрации моллюсков составляла 20 часов в сутки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Б. Г. Теоретические основы управления качеством водной среды с помощью твердых субстратов // Доп. Нац. акад. наук. Укр. 2001. № 5. С. 181–184.
2. Александров Б. Г. Калорийность беспозвоночных Черного моря. I. Зоопланктон и мейобентос // Экология моря. 2001. Т. 55. С. 5–10.
3. Александров Б. Г. Калорийность беспозвоночных Черного моря. II. Макрозообентос // Экология моря. 2001. Т. 56. С. 71–76.

4. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981. 248 с.
5. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
6. Виноградов М. Е., Востоков С. В., Арашкевич Е. Г. и др. Особенности биологии гребневиков-вселенцев и их роль в экосистеме Черного моря // Виды — вселенцы в европейских морях. Апатиты, 2000. С. 91–113.
7. Гутельмахер Б. Л., Алимов А. Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // Общие основы изучения водных систем. Л., 1979. С. 57–78.
8. Жизнь животных / Под ред. Л. А. Зенкевича. Т. 1. Беспозвоочные. М.: Просвещение, 1968. 579 с.
9. Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.
10. Зайцев Ю. П. Самое синее в мире. Черноморская экологическая серия. Т. 6. Нью-Йорк: Изд-во ООН, 1998. 142 с.
11. Микулич Л. В., Кузьмина А. И. Ноктилюка (*Noctiluca miliaris*) в заливе Петра Великого и ее географическое распространение // Труды Тихоокеан. океанол. ин-та. 1975. Т. 9. С. 56–74.
12. Морское обрастание и борьба с ним. М.: Военное изд-во Министерства обороны СССР, 1957. 502 с.
13. Основы биологической продуктивности Черного моря / Под общ. ред. В. Н. Грезе. Киев: Наук. думка, 1979. 392 с.
14. Печень-Финенко Г. А. Эколого-физиологические закономерности фильтрационного питания черноморских мидий // Журн. общей биологии. 1988. Т. 49. Вып. 5. С. 679–688.
15. Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та, 1998. 271 с.
16. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон. Часть 1. М.: ВО «Агропромиздат», 1988. 544 с.
17. Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В., Рабинович М. А. Оценка продуктивности водорослей в биокосных фитосистемах на основе обобщенного уравнения интенсивности роста // Физиология растений. Т. 40. № 6. 1993. С. 856–862.
18. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев: Наук. думка, 1992. 280 с.
19. Хайлов К. М., Празукин А. В., Рабинович М. А., Чепурнов В. А. Связь биологических параметров фитообрастания с физическими параметрами экспериментальных «рифтовых» конструкций в эвтрофируемой морской акватории // Водные ресурсы. 1994. Т. 21. № 2. С. 166–175.
20. Шульман Г. Е., Финенко Г. А., Аннинский Б. Е. и др. Биоэнергетика гидробионтов / Под редакцией Г. Е. Шульмана, Г. А. Финенко; АН УССР Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. Киев: Наук. думка, 1990. 248 с.
21. Allan J. D., Richman S., Heinle D. R., Huff R. Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods // Mar. Biol. 1977. Т. 43. P. 317–331.
22. Deason E. E., Smayda T. J. Experimental evaluation of herbivory in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* relevant to ctenophore–zooplankton–phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA // Journ. Plankton Res. 1982. V. 4. № 2. P. 219–236.
23. Fernández F. Nutrition studies in the nauplius larva of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida) // Mar. Biol. 1979. Т. 53. P. 131–147.
24. Harbison G. R., Gilmer R. W. The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confederata* and two other salps // Limnol. Oceanogr. 1976. Т. 21. P. 517–528.
25. Heinbokel J. F. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures // Mar. Biol. 1978. Т. 47. P. 177–189.
26. Jespersen H., Olsen K. Bioenergetics in veliger larvae of *Mytilus edulis* L. // Ophelia. 1982. Т. 21. V. 1. P. 101–113.
27. Meyhöfer E. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves // Mar. Biol. 1985. Т. 85. P. 137–142.
28. Møhlenberg F., Riisgård H. U. Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves // Mar. Biol. 1979. Т. 54. P. 143–147.
29. Paffenhöfer G.-A. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus* // Mar. Biol. 1971. № 11. P. 286–298.

30. Reeders H. H., Bijole V. A. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): a new prospective for water quality management // *Hydrobiologia*. 1990. V. 200–201. P. 437–450.

31. Sprung M. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984 a. T. 17. P. 283–293.

32. Sprung M. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). II. Food uptake // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984 b. T. 17. P. 295–305.

33. Taguchi S., Ishii H. Shipboard experiments on respiration, excretion and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (Copepoda) in the northern Pacific / In: *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean* (A.Y. Takenouti, ed.). Tokyo: Idemitsu Shoten, 1972. P. 419–431.

34. Tedengren M., Andrй C., Johannesson K., Kautsky N. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. III. Physiology // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990. T. 59. P. 221–227.

*Полина Геннадьевна БЕЛЯЕВА —
Институт экологии и генетики
микроорганизмов УрО РАН,
Пермь, Россия*

УДК 582.2(571.6)

СТРУКТУРА ФИТОПЕРИФИТОНА И ЕГО ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ В Р. СЫЛВА (БАССЕЙН КАМЫ)

АННОТАЦИЯ. Приведены результаты альгологических исследований и оценена функциональная роль фитоперифитона в экосистеме предгорной реки Сылва — водотока Среднего Урала в бассейне Камы. Анализируются особенности структуры, сезонной динамики фитоперифитона на макрофитах и каменистых грунтах, процессов продукции органического вещества макрофитами и водорослями.

Data of algological studies in the submountain Sylva river are presented. The functional role of phytoperiphyton in ecosystem is estimated. Specific features in variations in the structural and seasonal dynamics of phytoperiphyton on macrorhytes and stony surfaces are analyzed as a whole with the organic matter production processes to be affected by macrophytes and algae.

В исследованиях речных экосистем в последние десятилетия должное внимание уделяется изучению перифитона и его функциональной роли во внутриводоемных процессах [1–4]. Однако сведения о фитоперифитоне водотоков бассейна Камы в литературе практически отсутствуют.

Цель данной работы — изучение видового состава, структуры и функциональной роли фитоперифитона предгорной р. Сылва.

Материалы и методы

Сылва берет начало в районе крайней западной гряды Среднего Урала на высотах около 350 метров над уровнем моря, имеет протяженность 500 км и впадает в Сылвенско-Чусовской залив Камского водохранилища [5, 6]. Ширина реки до 60–70 м, глубина — до 4 м, в среднем 1 метр. Сылва относится к рекам со средней минерализацией гидрокарбонатно-кальциевых вод с большим количеством сульфатов и характеризуется снеговым питанием и коротким периодом стока талых вод [5]. Характерными особенностями р. Сылва являются проточность, мелководность, зарастаемость мак-