



УДК 574.586:62-757.7

ФОРМИРОВАНИЕ БИООБРАСТАНИЯ В СТРУКТУРИРОВАННОМ ПРОСТРАНСТВЕ ИСКУССТВЕННЫХ РИФОВЫХ КОНСТРУКЦИЙ

© 2017 г. **А. В. Празукин**, д-р. биол. наук, вед. н. с., **Ю. К. Фирсов**, канд. биол. наук, с. н. с.,
Р. И. Ли, н. с., **В. В. Холодов**, вед. инж.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: prazukin@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2017 г. Принята к публикации 01.08.2017 г.

В статье обсуждаются вопросы, связанные с возможностью управления биообрастанием через структуру искусственных рифовых конструкций (ИРК), и вопросы пространственной организации растительных покровов, формируемых на ИРК, что является актуальным при решении задач культивирования гидробионтов на твёрдых субстратах. ИРК представляет собой частоту вертикальных структур цилиндрической формы ($d_i = 0,33$ см, $l_i = 20$ см) на горизонтально расположенной пластине $S_0 = a_1 \cdot a_2 = 900$ см². Частоту охватывает пространство ($V_r = 0,018$ м³), одна часть которого занята вертикальными структурами ($\sum V_i = V_i \cdot n$, где n — общее количество осевых структур на горизонтальной поверхности модуля), а другая свободна от них ($V_f = V_r - \sum V_i$). Задавались три варианта плотности расположения вертикальных структур (n/S_0): 544, 3956 и 10 678 экз·м⁻² — и, соответственно, три варианта величины концентрации их площади поверхности в границах объёма ИРК ($C_s = (\sum S_i) / V_r$): 0,056, 0,295 и 1,106 см⁻¹. В течение 43 суток (с 27 мая по 9 июля 2014 г.) ИРК экспонировались в прибрежной акватории бухты Севастополя (Чёрное море) на глубине 2 м. Температура воды в море варьировала в пределах +23,3...+25,6 °С. Пробы отбирали каждые 6–8 суток. В составе биообрастания по массе преобладали диатомовые водоросли, присутствовали проростки многоклеточных водорослей, из животных встречались гидроиды, мшанки, спирорбисы, личинки баянусов. На 7-е сутки экспозиции на поверхности ИРК при «редком» (544 экз·см⁻²) и «плотном» (10 678 экз·см⁻²) расположении структур идентифицирован 51 вид диатомовых водорослей, из которых только 15 видов (каждый по отдельности) вносят заметный (> 5 %) вклад в общую численность (n_i , %) и биомассу (W_i , %) сообщества на отдельно взятых участках вертикальных структур. К ним относятся: *Achnanthes longipes*, *Amphora hyalina*, *Berkeleya rutilans*, *Cylindrotheca closterium*, *Entomoneis paludosa*, *Haslea ostrearia*, *Licmophora abbreviata*, *L. hastata*, *Neosynedra provincialis*, *Nitzschia sigma*, *N. tenuirostris*, *Parlibellus delognei*, *Pleurosigma elongatum*, *Proboscidea insecta*, *Trachyneis aspera*. Значения коэффициентов Сёренсена — Чекановского ($K_{sc} = 0,7$) и Стугрена — Радулеску ($P_{sr} = -0,077$) указывают на очень близкое сходство систематического состава сравниваемых сообществ. На рассматриваемом отрезке времени выделяются четыре характерных этапа в изменении величины плотности обрастания вертикальных структур (W/S_i , где W — сухая биомасса обрастания, S_i — площадь поверхности осевой структуры). Условно первый этап завершается седьмым днём наблюдения, и к этому моменту на верхушках структур, независимо от плотности их расположения, создаётся примерно одинаковая плотность обрастания (0,51–0,91 мг (сухой массы) · см⁻²), а в серединной части ИРК она сильно различается (0,03–0,57 мг (сухой массы) · см⁻²). Второй этап (7–21-е сутки) характеризуется низкими величинами скорости изменения биомассы на единицу обрастаемой поверхности и меняющимся вектором её направленности (0,003–0,08, 0,25, -0,17 мг (сухой массы) · сут⁻¹ · см⁻²) и относительно невысокими значениями W/S_i (0,36–2,23 мг (сухой массы) · см⁻²). Третий этап отличается быстрым увеличением плотности обрастания (0,30–0,75 мг (сухой массы) · сут⁻¹ · см⁻²). Максимум W/S_i (3,09–9,07 мг (сухой массы) · см⁻²) достигается на 29-е и 36-е сутки экспозиции. Четвёртый этап проявляется снижением W/S_i и не может рассматриваться как закономерный: он является следствием

действия внешних факторов среды (подвижности воды). Рассмотрено вертикальное распределение сухой биомассы биообрастаний (W/S_i) вдоль осевых структур при разной плотности их расположения на 7, 14, 21, 29, 36-е и 43-и сутки эксперимента. Общая картина вертикального распределения W/S_i на 29-е и 43-и сутки была сходной: с увеличением плотности размещения вертикальных структур максимум биомассы обрастателей смещается в сторону верхней границы ИРК. На конструкциях с редким расположением структур максимум биомассы отмечен в серединной части растительного полога, при «частом» ($3956 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) расположении основная часть биомассы ($83,5\text{--}73,8 \%$) сосредоточена в верхней половине растительного полога, а при плотном — в верхнем двухсантиметровом слое ($63,9\text{--}79,3 \%$). Рассмотрена связь величин концентрации сухой массы биообрастания в объёме обитаемого пространства ($C_w = (\sum W_i) / V_f$) и концентрации физической поверхности ИРК (C_s) по отношению к верхнему двухсантиметровому слою ИРК (1) и по отношению ко всему объёму рифовой конструкции (2) при высоте вертикальных структур в 20 см, на 29-е сутки эксперимента ((1): $C_w = -0,232 + 7,136C_s$, $R^2 = 0,99$; (2): $C_w = 0,084 + 2,652C_s$, $R^2 = 0,93$). Показано, что при высоте вертикальных структур в 20 см с увеличением значений C_s усиливается экранирующее действие как со стороны структур конструкции, так и со стороны биообрастаний, что приводит к частичному световому и биогенному лимитированию роста обрастателей и, следовательно, к «недобору» биомассы в соответствующем объёме пространства конструкции.

Ключевые слова: биообрастание, фитообрастание, колонизация, фитоценоз, диатомовые водоросли, искусственные рифы, растительный полог, обитаемое пространство, сообщества твёрдых субстратов

Проблема колонизации твёрдых тел бентосными организмами существует давно и рассматривается разносторонне [1, 3, 4, 6, 7, 9, 17–19, 21, 23, 29, 32–35]. Один из обсуждаемых вопросов связан с возможностью управлять зоо- и фитообрастанием через структуру искусственных рифовых конструкций (ИРК) [10, 12, 15, 24–28, 30, 31], что является актуальным при решении задач культивирования гидробионтов на твёрдых субстратах. В этой связи структурированность пространства и соотношение величин площади обрастаемой поверхности и объёма обитаемого пространства являются неотъемлемыми характеристиками любой рифовой конструкции. Интересным считается и вопрос, связанный с пространственной организацией растительных пологов, формируемых на ИРК [11, 12, 15, 16].

В настоящей статье мы попытаемся ответить на обозначенные выше вопросы, используя для этого искусственные рифовые конструкции с заданными геометрическими характеристиками [10, 12, 15, 24].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С физической точки зрения ИРК (модуль) представляет собой комбинацию жёстких структурных элементов (в нашем случае — из частокола вертикальных структур цилиндрической формы, $d_i = 0,33$ см, $l_i = 20$ см, и горизонтально расположенной пластины), изготовленных из нетоксичной пластмассы (рис. 1). Частокол вертикальных осевых структур своим расположением охватывает пространство ($V_r = a_1 \cdot a_2 \cdot l_i$, где $a_1 = a_2 = 30$ см), одна часть которого занята вертикальными структурами ($\sum V_i = V_i \cdot n$, где n — общее количество вертикальных структур на горизонтальной поверхности модуля), а другая свободна от них ($V_f = V_r - \sum V_i$). Показатель плотности расположения вертикальных структур на единицу горизонтальной поверхности модуля (n/S_o , $S_o = a_1 \cdot a_2 = 900 \text{ см}^2$) задавался в трёх вариантах: «редкое» расположение структур — $544 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$, ИРК № 1; «частое» расположение структур — $3956 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$, ИРК № 2; «плотное» расположение структур — $10\,678 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$, ИРК № 3. В соответствии с этими вариантами задавались общая поверхность вертикальных структур ИРК ($\sum S_i$, см^2) и величина концентрации их площади поверхности в границах объёма ИРК ($C_s = (\sum S_i) / V_r$): $0,056$, $0,295$ и $1,106 \text{ см}^{-1}$.

Экспозицию ИРК осуществляли в прибрежной акватории Чёрного моря (бухта Севастопольская, рис. 2) с постоянно действующим выпуском хозяйственно-бытовых сточных вод с 27 мая по 9 июля 2014 г. (в течение 43 суток). ИРК размещались на общей горизонтальной платформе, на глубине 2 м, на участке, защищённом от прямого действия штормовых волн. Температура воды с 27 мая по 17 июня (первые 20 дней эксперимента) постоянно увеличивалась с $+20,4$ до $+25,6$ °С, затем снижалась и с 25 июня по 9 июля удерживалась в диапазоне от $+22,0$ до $+23,6$ °С (рис. 3).

С периодичностью 6–8 суток с каждой ИРК извлекали по две вертикальные структуры (оси), а на их место помещали новые, которые при последующих отборах проб не изымали.

По длине осевых структур в их верхней половине с шагом 0,5–1,0 см, а в нижней — с шагом 2,0–4,0 см выделяли участки, с которых снимали обрастания. Пробы, снятые с одной осевой структуры, высушивали при 105 °С и взвешивали с точностью до 0,001 мг, а пробы, снятые с другой оси, фиксировали спиртом для последующего определения в них видового состава одноклеточных водорослей и их количественных характеристик.

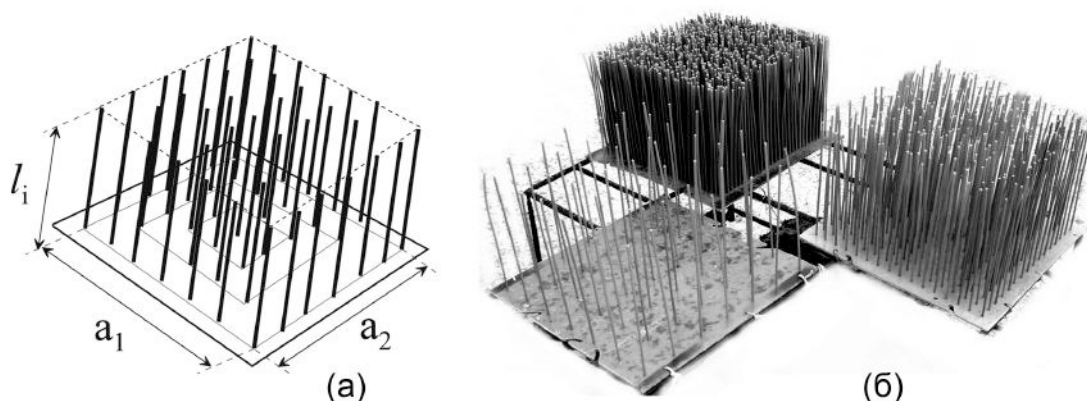


Рис. 1. Схема модуля искусственной рифовой конструкции (ИРК) (а). Модули ИРК с разной плотностью расположения вертикальных структур (10 678, 3956, 544 экз.·м⁻²) (б)

Fig. 1. Scheme of artificial reef structure module (а). Modules of artificial reef structures with different density of vertical structures (10 678, 3956, 544 copies per m²) (б)

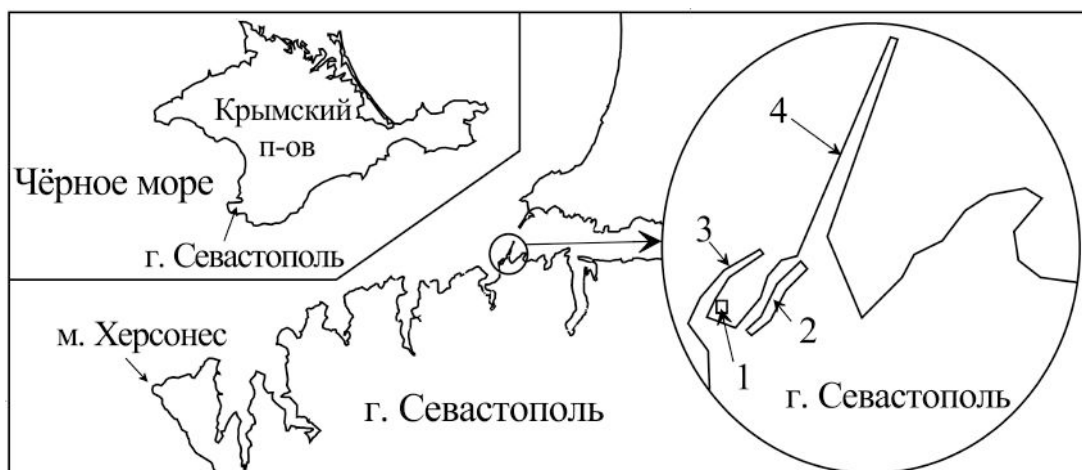


Рис. 2. Карта-схема места расположения искусственных рифовых конструкций (1) в прибрежной акватории г. Севастополя (44°36'56.11"N, 33°30'10.45"E). Аквариальный корпус Института морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН (2). Малый мол (3). Южный мол (4)

Fig. 2. Map-scheme of the location of artificial reef structures (1) in the coastal water area of Sevastopol (44°36'56.11"N, 33°30'10.45"E). The aquarium building of Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS (2). A small pier (3). South Pier (4)

Идентифицировали виды фитопланктона и определяли линейные размеры и численность в камере Горяева в 3–4 повторностях, под световым микроскопом «ЛОМО Микмед-2». Оценку биомассы микроводорослей проводили с помощью методики клеточного объёма, вычисленного по формулам геометрического подобия [2].

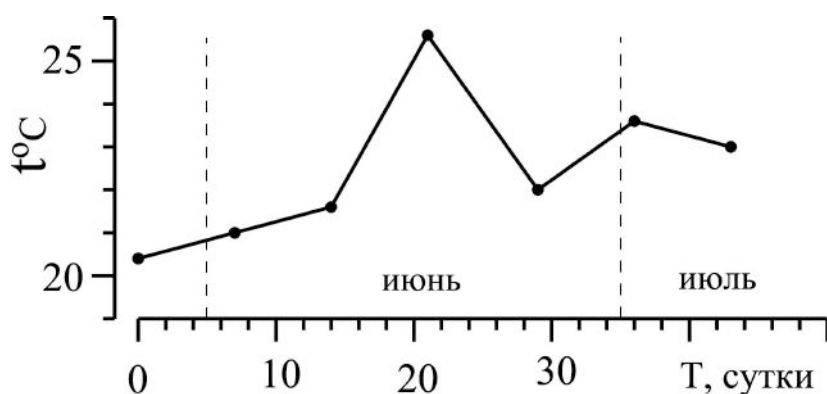


Рис. 3. Изменение температуры воды вблизи модулей искусственных рифовых конструкций за период их экспозиции в прибрежной акватории Севастопольской бухты

Fig. 3. Change in water temperature near the modules of artificial reef structures for the period of their exposure in the coastal water area of the Sevastopol Bay

Обрастание ИРК оценивали по количеству сухой массы на единицу обрастаемой поверхности вертикальной структуры (W/S_i , мг (сухой массы) · см⁻²). Рассчитывали концентрацию сухой массы обрастания в объёме свободного пространства ИРК (C_w), представляющую отношение сухой массы обрастания ($\sum W_i$) к объёму свободного пространства ИРК (V_f): $C_w = (\sum W_i) / V_f$, мг (сухой массы) · см⁻³.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Таксоны диатомовых водорослей ИРК с разной плотностью расположения вертикальных структур. В сообществе обрастаний ИРК по массе доминировали одноклеточные водоросли, преимущественно диатомовые. В рамках этой статьи мы ограничимся краткой характеристикой видового состава таксонов диатомовых водорослей двух рифовых конструкций: с редким (544 экз. · м⁻²) и с плотным (10 678 экз. · м⁻²) расположением вертикальных структур (рис. 1), сформированных на седьмой день экспозиции конструкций в море.

Таблица 1. Список диатомовых водорослей, обнаруженных на рифовых конструкциях с редким (ИРК № 1) и плотным (ИРК № 3) расположением вертикальных структур (рис. 1 б)

Table 1. A list of diatoms found on reef structures with a rare (ARS no. 1) and dense (ARS no. 3) arrangement of vertical structures (fig. 1 b)

№ п/п	Таксон	ИРК№ 1	ИРК № 3
1.	<i>Achnanthes longipes</i> C. A. Agardh 1824	*	*
2.	<i>Amphora hyalina</i> Kützing 1844	*	*
3.	<i>Amphora</i> sp.	*	—
4.	<i>Ardissonea crystallina</i> (C. Agardh) Grunow 1880	*	—
5.	<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. F. Müller) Hendey 1951	—	*
6.	<i>Berkeleya rutilans</i> (Trentepohl ex Roth) Grunow 1880	*	*
7.	<i>Berkeleya micans</i> (Lyngbye) Grunov 1868	*	—
8.	<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve 1894	—	*
9.	<i>Chaetoceros</i> sp.	—	*
10.	<i>Climaconeis inflexa</i> (Brébisson ex Kützing) E. J. Cox 1982	*	—
11.	<i>Cocconeis costata</i> Gregory 1855	*	*
12.	<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg 1838	*	*

Продолжение на следующей странице...

№ п/п	Таксон	ИРК№ 1	ИРК № 3
13.	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin 1964	*	*
14.	<i>Diploneis subadvena</i> Hustedt 1937	—	*
15.	<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Smith) Reimer 1975	*	*
16.	<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschkina-Lavrenko 1963	*	—
17.	<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing 1844	*	*
18.	<i>Grammatophora serpentina</i> (Ralfs) Ehrenberg 1844	—	*
19.	<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>prolongatum</i> (W. Smith) Proschkina-Lavrenko 1950	*	*
20.	<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen 1974	*	*
21.	<i>Licmophora abbreviata</i> C. A. Agardh 1831	*	*
22.	<i>L. dalmatica</i> (Kützing) Grunow 1867	—	*
23.	<i>L. flabellata</i> (Carmichael ex Greville) C. A. Agardh 1831	*	*
24.	<i>L. hastata</i> Mereschk. 1901	*	*
25.	<i>L. paradoxa</i> (Lyngbye) C. Agardh 1828	*	*
26.	<i>Licmophora</i> sp.	—	*
27.	<i>Navicula cancellata</i> Donkin 1872	*	—
28.	<i>Navicula</i> sp.	—	*
29.	<i>Neosynedra provincialis</i> (Grunow) D. M. Williams et Round 1986	*	*
30.	<i>Nitzschia constricta</i> (Kützing) Ralfs 1861	—	*
31.	<i>N. hybrida</i> Grunov 1880	*	*
32.	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschkina-Lavrenko 1963	*	*
33.	<i>N. longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Grunov 1862	*	*
34.	<i>N. sigma</i> (Kützing) W. Smith 1853	*	*
35.	<i>N. tenuirostris</i> Mereschkowsky 1902	*	*
36.	<i>Nitzschia</i> sp.	—	*
37.	<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E. J. Cox 1988	*	*
38.	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith 1852	*	*
39.	<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström 1986	*	—
40.	<i>Proboscidea insecta</i> (Grunow ex A. W. F. Schmidt) Paddock et P. A. Sims 1980	*	*
41.	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cleve) H. Peragallo et Peragallo 1899	—	*
42.	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	*	*
43.	<i>Pseudosolenia calcar avis</i> (Schaltze) B. G. Sundström 1986	—	*
44.	<i>Striatella delicatula</i> (Kützing) Grunov ex Van Heurck 1881	—	*
45.	<i>Striatella unipunctata</i> (Lyngbye) C. A. Agardh 1832	*	*
46.	<i>Synedra curvata</i> Proschkina-Lavrenko 1951	—	*
47.	<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D. M. Williams et Round 1986	*	*
48.	<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve emend Fryxell et Hasle 1972	—	*
49.	<i>Thalassiosira parva</i> Proschkina-Lavrenko 1955	*	—
50.	<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve 1894	*	*
51.	<i>Undatella quadrata</i> (Brébisson ex Kützing) Paddock et P. A. Sims 1980	—	*

Полный список видов диатомовых водорослей, обнаруженных на обеих ИРК, содержит 51 вид и внутривидовой таксон (табл. 1), из которых только 15 видов вносят заметный (значимый, > 5 %) вклад (каждый по отдельности) в общую численность (n, %) и общую биомассу (W, %) диатомовых на отдельно взятых участках вертикальных структур (табл. 2). В сообществе ИРК с редким расположением вертикальных структур обнаружено 35 видов диатомовых водорослей, из них 8 видов встречаются исключительно на этой конструкции (табл. 1). На ИРК с плотным расположением вертикальных структур

обнаружено 43 вида диатомовых, из которых 15 видов характерны только для этого сообщества. Число видов, общих для двух сообществ, — 27. Значения рассчитанных коэффициентов Сёренсена — Чекановского ($K_{sc} = 0,69$) и Стургена — Радулеску ($P_{sr} = -0,08$) указывают на очень близкое сходство систематического состава сравниваемых сообществ.

Таблица 2. Список из 15 видов водорослей с соответствующими характеристиками, доля которых в общей численности (n_i , %) и массе (W_i , %) клеток диатомовых составляла пять и больше процентов хотя бы на одном отдельно взятом участке вертикальных структур ИРК

Table 2. A list of 15 species of algae with the corresponding characteristics, the proportion of which in the total number (n_i , %) and mass (W_i , %) of diatom cells was five or more percent, at least on one separate section of the vertical structures of the artificial reef structures (ARS)

Вид	Средний объём клетки, мкм ³	Плотность расположения опорных структур, экз·м ⁻²			
		544		10 678	
		n_i , %	W_i , %	n_i , %	W_i , %
<i>Cylindrotheca closterium</i>	8	6,7–23,1	*) –	–	–
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	35	36,0–64,2	–	17,4–64,8	–
<i>Licmophora hastata</i>	41	–	–	5,6–9,2	–
<i>Licmophora abbreviata</i>	72	–	–	6,1–12,4	–
<i>Berkeleya rutilans</i>	141	5,2–6,7	–	11,5	–
<i>Neosynedra provincialis</i>	621	–	–	8,6	–
<i>Haslea ostrearia</i>	1221	4,8–5,0	5,0	4,7–15,9	4,5–7,4
<i>Parlibellus delognei</i>	1394	4,9–10	5,0–8,1	6,4–7,3	5,8
<i>Nitzschia sigma</i>	3387	–	5,0–7,5	–	–
<i>Amphora hyalina</i>	5099	–	22,4	5,0–5,2	4,5–11,6
<i>Entomoneis paludosa</i>	10 836	5,9–13,6	28,8–88,1	11,7–27,2	74,1–83,7
<i>Trachyneis aspera</i>	17 097	–	6,6	–	–
<i>Achnanthes longipes</i>	23 384	–	8,9	–	–
<i>Proboscidea insecta</i>	27 831	–	20,0	–	–
<i>Pleurosigma elongatum</i>	46 331	–	16,5	–	–

*) Незаполненная ячейка в таблице означает, что этот вид водорослей присутствует в пробе, но по численности или по массе не превышает 5%-ный порог

*) An unfilled cell in the table indicates that this species of algae is present in the sample, but it is either in number or in mass not exceeding 5 % threshold

В то же время сравнение сообществ по численности (n_i , %) и по массе (W_i , %) значимых видов (табл. 2) позволяет говорить о существенном их различии. На конструкциях с редким расположением структур формируются сообщества, у которых число значимых по численности (n_i , %) видов ограничено шестью, из них заметно выделяются четыре (*N. tenuirostris*, *C. closterium*, *E. paludosa*, *P. delognei*), и только один вид (*N. tenuirostris*) на всех участках осевой структуры доминирует (36,0–64,2 %). По биомассе (W_i , %) доминирующее положение занимает *E. paludosa* (28,8–88,1 %), и в этом случае список значимых видов расширяется до девяти. Выделяются четыре вида (*E. paludosa*, *A. hyalina*, *Pleurosigma elongatum*, *Proboscidea insecta*), вклад которых в общую биомассу сообщества на отдельных участках осевой структуры составляет более 10 %.

Структура таксоцена диатомовых ИРК с плотным расположением вертикальных структур заметно отличается от таковой на ИРК с редким расположением (описана выше). В первую очередь число значимых видов по численности (n_i , %) увеличивается до 9 за счёт повышения значимости 4 новых видов (*L. hastata*, *L. abbreviata*, *A. hyaline*, *N. provincialis*), и в то же время *C. closterium* перестаёт быть значимой (табл. 2). Наибольший вклад в общую численность таксоцена вносит *N. tenuirostris* (17,4–

64,8 %), и только в одной пробе из 7 первую строчку списка занимает *E. paludosa* (21,6 %). Этот же вид в остальных случаях был всегда вторым в списке (11–26 %).

Меняется и картина распределения видов по биомассе. Число значимых видов сокращается до 4 (*E. paludosa*, *A. hyalina*, *H. ostrearia*, *P. delognei*) вследствие исключения из списка значимых наиболее крупных по индивидуальной массе видов: *Pleurosigma elongatum*, *Proboscidea insecta*, *A. longipes*, *T. aspera*. Во всех семи пробах, отобранных с разных участков опорной структуры, по массе доминировала только *E. paludosa* (74,1–83,7 %).

2. Динамика биообрастания поверхности вертикальных структур ИРК с разной плотностью их расположения. На рис. 4 а представлены данные по динамике изменения количества сухой массы обрастания на единицу площади поверхности верхнего двухсантиметрового участка осевой структуры, а на рисунке 4 б — динамика той же характеристики, но по отношению к поверхности двухсантиметрового участка осевой структуры, расположенного в её серединной части на расстоянии 10 см от её верхушки. На рассматриваемом отрезке времени выделяются четыре характерных этапа в изменении величины плотности обрастания, W/S_i (рис. 4). Условно первый завершается седьмым днём наблюдения, и к этому моменту на верхушках вертикальных структур, независимо от плотности их расположения, создаётся примерно одинаковая плотность обрастания (0,51–0,91 мг (сухой массы) · см⁻²), а в серединной части осевой структур на рифовых конструкциях под номерами 1 и 2 значения W/S_i оказываются несколько ниже, чем на верхушках осей этих же конструкций (0,48 и 0,57 мг (сухой массы) · см⁻² соответственно), и существенно ниже (0,03 мг (сухой массы) · см⁻²) на ИРК при плотном расположении вертикальных структур.

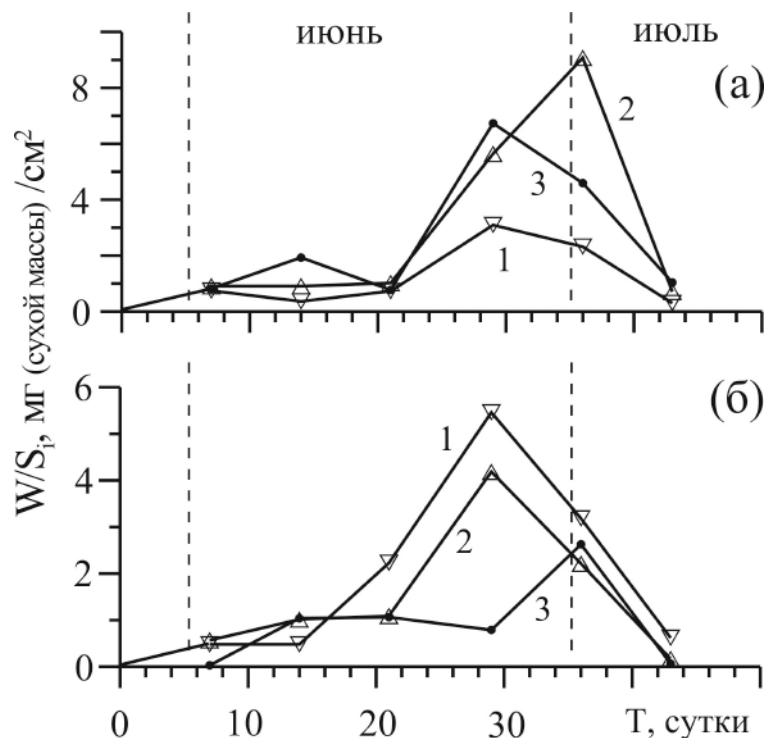


Рис. 4. Динамика изменения количества сухой массы обрастания на единицу площади поверхности (W/S_i) на верхнем двухсантиметровом участке осевой структуры (а) и на двухсантиметровом участке в её серединной части (б) при разной плотности расположения вертикальных структур: 544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) экз. · м⁻²

Fig. 4. Dynamics of the change in the amount of dry fouling weight per unit surface area (W/S_i) at the upper two-centimeter section of the axial structure (a) and at the two-centimeter section in its middle part (б) at different density of vertical structures: 544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) copies per m²

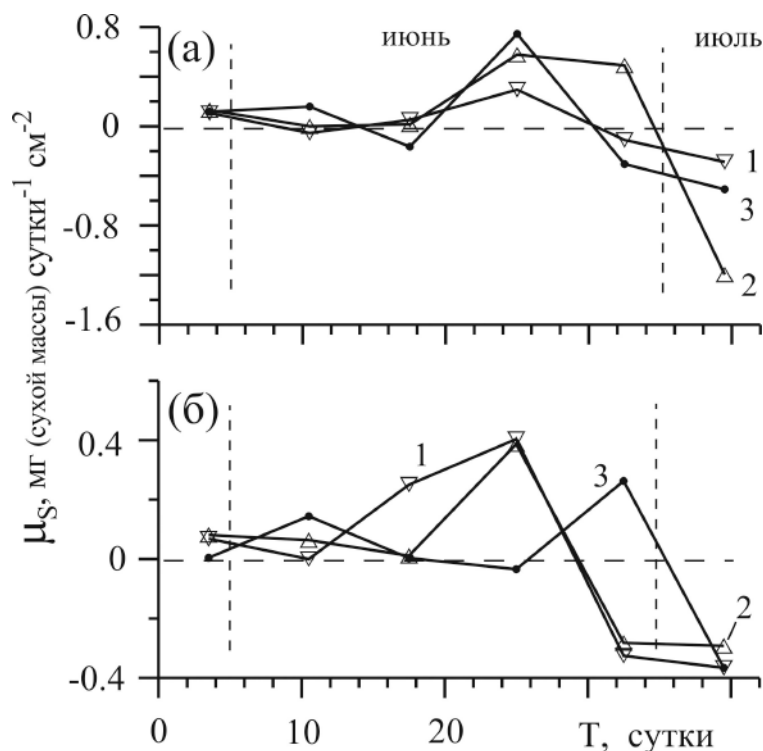


Рис. 5. Динамика скорости изменения количества сухой массы биообрастания на единицу площади поверхности ($\mu_s = \Delta W / (\Delta t \cdot S_i)$) на верхнем двухсантиметровом участке осевой структуры (а) и на двухсантиметровом участке в её серединной части (б) при разной плотности расположения вертикальных структур: 544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) экз.·м⁻²

Fig. 5. Dynamics of the rate of change in the amount of dry weight of biofouling per unit surface area ($\mu_s = \Delta W / (\Delta t \cdot S_i)$) on the upper two-centimeter section of the axial structure (a) and at the two-centimeter section in its middle part (б) at different density of vertical structures: 544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) copies per m²)

Второй этап формирования сообщества обрастания характеризуется низкими величинами скорости изменения биомассы на единицу обрастаемой поверхности (μ_s , рис. 5) и относительно невысокими значениями W/S_i (рис. 4). Для третьего этапа характерно быстрое увеличение плотности обрастания, причём на верхушках осевых структур, независимо от плотности их расположения, начало быстрого увеличения W/S_i приходится примерно на одно и то же время — на 21-е сутки от старта эксперимента (рис. 4 а), тогда как на участках серединной части вертикальных структур сроки начала третьего этапа во многом связаны с величиной плотности расположения вертикальных структур ИРК (рис. 4 б). Чем плотней располагаются вертикальные структуры на горизонтальной поверхности модуля, тем позже в середине стоящие оси начинают активно обрастать.

Четвёртый этап проявляется снижением W/S_i . Факт относительно быстрого снижения биомассы обрастателей на поверхности ИРК на 30–40-е сутки с начала экспозиции наблюдался нами и в других наших экспериментах [10, 15, 24], причём при дальнейшем пребывании конструкций в море происходило повторное увеличение значений W/S_i . При экспонировании ИРК больше 113 суток основная роль в формировании фитообрастания принадлежит многоклеточным водорослям [14].

3. Распределение плотности (W/S_i) сухой массы биообрастания по вертикальному профилю ИРК. Для удобства рассмотрения данные эксперимента сгруппированы в различные комбинации рисунков (рис. 6, 7, 8). На рис. 6 представлено распределение биообрастания на 7, 29 и 43-и сутки экспозиции одновременно на трёх рифовых конструкциях. Динамика вертикального распределения биообрастания по каждой рифовой конструкции в отдельности за первые 29 дней экспозиции пред-

ставлена на рис. 7, а в последующие 14 дней — на рис. 8.

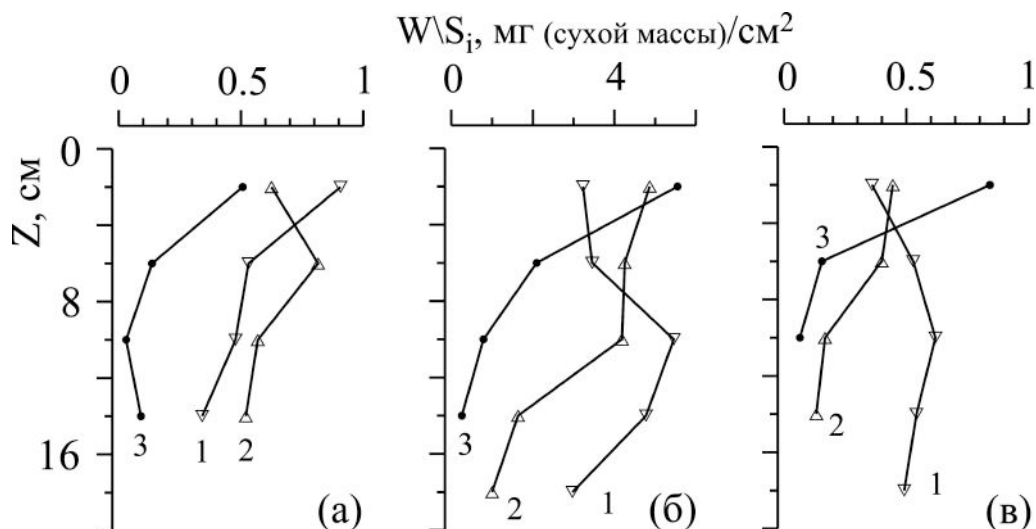


Рис. 6. Распределение плотности (W/S_i) сухой массы биообрастания по вертикальному профилю искусственных рифовых конструкций с разной плотностью расположения вертикальных структур (544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) экз. \cdot м $^{-2}$) на 7 (а), 29 (б) и 43-и (в) сутки экспозиции

Fig. 6. Distribution of the dry weight of the biofouling (W/S_i) along the vertical profile of artificial reef structures with different density of vertical structures (544 (1), 3956 (2), 10 678 (3) copies per m 2) on the 7 th (a), 29 th (б) and 43 rd (в) day of exposure

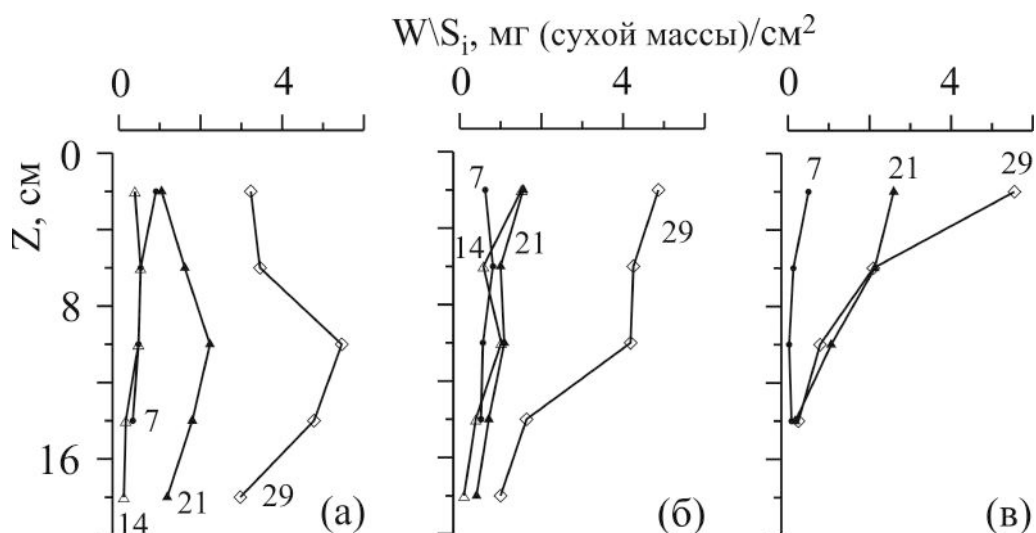


Рис. 7. Распределение плотности (W/S_i) сухой массы биообрастания по вертикальному профилю искусственных рифовых конструкций с разной плотностью расположения вертикальных структур (544 (а), 3956 (б), 10 678 (в) экз. \cdot м $^{-2}$) на 7, 14, 21 и 29-е сутки экспозиции

Fig. 7. Distribution of the dry weight of the biofouling (W/S_i) along the vertical profile of artificial reef structures with different density of vertical structures (544 (а), 3956 (б), 10 678 (в) copies per m 2) on the 7 th , 14 th , 21 st and 29 th day of exposure

Уже на 7-е сутки складывается явная неравномерность в вертикальном распределении плотности биообрастания (рис. 6 а). Максимум биомассы обнаруживается на верхних участках структур и с глубиной конструкций W/S_i заметно снижается, особенно на ИРК с плотным расположением вертикальных структур.

Если проследить динамику $W/S_i(T)$ на отдельных участках осевых структур (рис. 7), можно увидеть очевидное увеличение во времени плотности биообрастания на каждом из участков, протекающее с разной скоростью, в зависимости от глубины их расположения и от величины плотности расположения вертикальных структур. На ИРК с редкой ($544 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$) плотностью структур (рис. 7 а) максимум W/S_i ($2,229$ и $5,46 \text{ мг (сухой массы)} \cdot \text{см}^{-2}$) обнаруживается на 21 и 29-е сутки соответственно на расстоянии 10 см от верхней границы ИРК, а на других двух ИРК (рис. 7 б, в) — у верхней границы. Отметим, что на ИРК со средней плотностью на 29-е сутки экспозиции величина W/S_i относительно постоянна ($4,2$ – $4,9 \text{ мг (сухой массы)} \cdot \text{см}^{-2}$) во всей верхней половине глубины конструкции, её значение быстро снижается с расстояния 10 см и глубже (рис. 7 б). В то же время на конструкциях с плотным расположением структур значение W/S_i экспоненциально снижается сразу, начиная с верхней границы ИРК (рис. 7 в). Экспоненциальное снижение W/S_i наблюдается и при частом расположении структур ($3956 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-2}$), но только на 36-е сутки эксперимента (рис. 8 б). В этом случае на верхушках вертикальных структур отмечена высокая плотность биообрастания ($7,199 \text{ мг (сухой массы)} \cdot \text{см}^{-2}$).

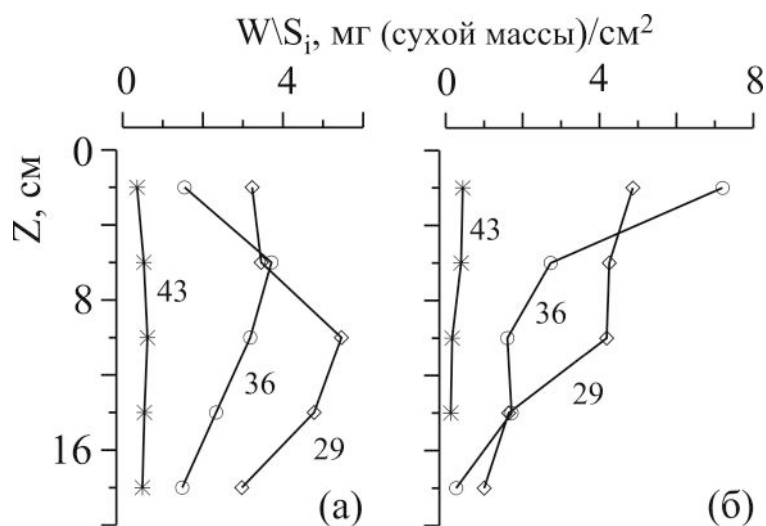


Рис. 8. Распределение плотности (W/S_i) сухой массы биообрастания по вертикальному профилю искусственных рифовых конструкций с разной плотностью расположения вертикальных структур (544 (а), 3956 (б), $10\ 678$ (в) экз. $\cdot\text{м}^{-2}$) на 7, 14, 21 и 29-е сутки экспозиции

Fig. 8. Distribution of the dry weight of the biofouling (W/S_i) along the vertical profile of artificial reef structures with different density of vertical structures (544 (a), 3956 (б), $10\ 678$ (в) copies per m^2) on the 7th, 14th, 21st and 29th day of exposure

Состояние вертикального распределения W/S_i на осевых структурах трёх рассматриваемых ИРК на 43-й день эксперимента представлено на рис. 6 в. К этому времени большая часть ранее сформированного сообщества обрастаний была утрачена, а оставшаяся часть распределилась по высоте вертикальных структур соответствующим образом (рис. 6 в), при этом значения W/S_i не превышали $1 \text{ мг}\cdot\text{см}^{-2}$. В общих чертах картина вертикального распределения W/S_i на 29-й и 43-й дни эксперимента была одинаковой (рис. 6 б, в). В том и другом случае с увеличением плотности размещения вертикальных структур максимум биомассы обрастателей смещается в сторону верхней границы ИРК. На конструкциях с редким расположением структур максимум биомассы располагается в серединной части растительного полога, кривая распределения близка к симметричной относительно своего максимума. На ИРК с частым расположением структур основная доля биомассы ($83,5$ и $73,8 \%$ на 29-е и 43-и сутки эксперимента соответственно) сосредоточена в верхней половине растительного полога. На структурах с плотным расположением большая часть биомассы сосредоточена в верхнем двухсантиметровом слое ($63,9$ и $79,3 \%$ на 29-е и 43-и сутки эксперимента соответственно).

Обратим внимание ещё на одну особенность в вертикальном распределении биообрастания на 43-и

сутки эксперимента. На конструкциях с частым и с плотным расположением структур нижняя граница растительного полога не опускается глубже 15 и 11 см соответственно (рис. 6 в). Ниже этих границ поверхность осевых структур покрыта биообрастанием, но его плотность настолько мала, что технология наших измерений не позволяет его количественно учесть.

4. Связь концентрации сухой массы биообрастания в объёме обитаемого пространства (C_w) с концентрацией физической поверхности ИРК (C_s). Любая рифовая конструкция — это изолят с определённым ограниченным объёмом пространства (V_r), в пределах которого размещается физическая поверхность (S_i), пригодная для заселения гидробионтами, и пространство, не занятое элементами конструкции (V_f), где потенциально могут размещаться биообрастатели.

Были проведены два варианта расчёта концентрации сухой массы биообрастания в объёме обитаемого пространства ($C_w = (\sum W_i) / V_f$): первый — по отношению к верхнему двухсантиметровому слою ИРК, второй — по отношению ко всему объёму рифовой конструкции при высоте вертикальных структур в 20 см, на 7-е и 29-е сутки эксперимента (рис. 9).

Связь $C_w = f(C_s)$ в первом приближении тривиальна: чем больше площади обрастающей поверхности в единице объёма, тем больше количество массы биообрастателей в единице объёма, что справедливо по отношению к верхнему двухсантиметровому слою, и в этом случае связь рассматриваемых характеристик описывается уравнениями:

$$\begin{aligned} \text{на 7-е сутки экспозиции: } C_w &= -0,010 + 0,937C_s, R^2 = 0,999; \\ \text{на 29-е сутки экспозиции: } C_w &= -0,232 + 7,136C_s, R^2 = 0,9964, \end{aligned}$$

а по отношению ко всему объёму ИРК:

$$\begin{aligned} \text{на 7-е сутки экспозиции: } C_w &= 0,011 + 0,403C_s, R^2 = 0,837; \\ \text{на 29-е сутки экспозиции: } C_w &= 0,084 + 2,652C_s, R^2 = 0,930. \end{aligned}$$

Концентрация массы биообрастания, рассчитанная для всей конструкции, возрастает не в точном соответствии с увеличением концентрации физической поверхности ИРК (рис. 9). Это связано с тем, что при высоте вертикальных структур в 20 см с увеличением плотности их расположения усиливается экранирующее действие как со стороны структур конструкции, так и со стороны биообрастателей, что приводит к частичному световому и, вероятно, биогенному лимитированию роста водорослей в нижних горизонтах полога и, соответственно, к «недобору» биомассы в соответствующем объёме пространства конструкции (заштрихованный сектор на рис. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный материал обсудим в двух направлениях — в аспекте формирования биообрастания на физической поверхности и в аспекте заполнения биоорганическим веществом искусственно структурированного пространства.

В соответствии с первым направлением обратимся к работам [1, 3, 18, 19, 32–35], показывающим, что биообрастание (колонизация) — это сложный процесс, включающий ряд элементарных процессов, которые сменяют друг друга во времени. Полученные нами результаты (см. рис. 4 и рис. 5) в определённой степени отражают сказанное выше, но мы не можем строго привязать наблюдаемые изменения к тому или иному этапу процесса. Характер состояния биообрастания на 7-й день экспозиции (см. рис. 4 и рис. 6 а) может рассматриваться как результат трёх процессов: «транспорта», «оседания» и «прикрепления». Важно подчеркнуть, что названные события реализуются (проявляются) в соответствии со спецификой условий, создаваемых внутри рифовых конструкций. Частокос осевых структур является физической преградой для движущейся воды и солнечной радиации и, в зависимости от плотности расположения вертикальных структур, картина пространственного распределения характеристик

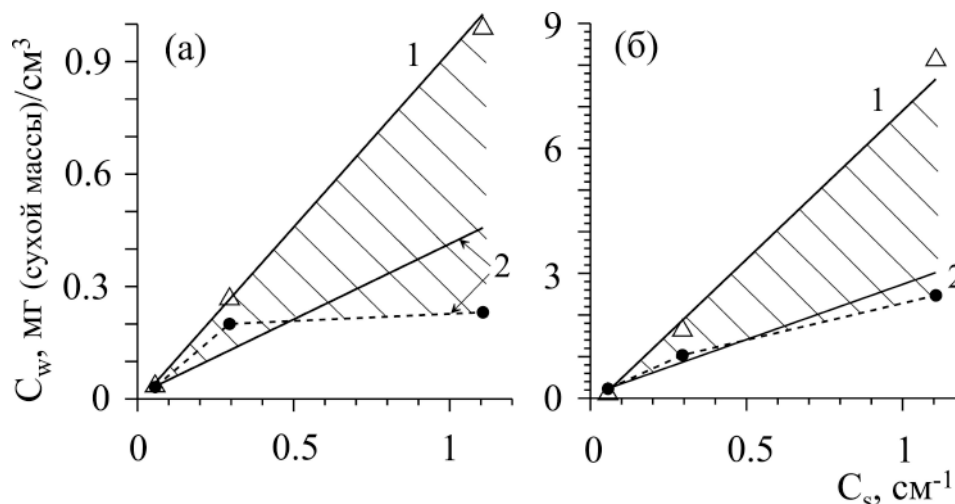


Рис. 9. Связь концентрации сухой массы биообрастания в объёме обитаемого пространства (C_w) с концентрацией обрастаемой поверхности искусственных рифовых конструкций (C_s) в верхнем двухсантиметровом слое растительного полога (1) и в пологе растений всей конструкции (2) на 7-е (а) и 29-е (б) сутки экспозиции

Fig. 9. The relationship between the concentration of dry weight of the biofouling in the volume of the inhabited space (C_w) with the concentration of the surface of the artificial reef structures (C_s) in the upper two-centimeter layer of the plant canopy (1) and in the plant canopy of the whole structure (2) on the 7th (a) and 29th (b) day of exposure

названных факторов в границах ИРК, а следовательно и распределения биообрастателей, будет специфична. Известно, что процессы транспорта, оседания и прикрепления на первых этапах формирования биообрастания во многом зависят от гидродинамических условий внутри ИРК и вблизи физической поверхности. В то же время свет как регулирующий фактор не играет, возможно, такой большой роли и становится заметным на следующих этапах формирования, когда активно включаются процессы развития и роста у одноклеточных и многоклеточных водорослей. Можно предположить, что при плотном расположении вертикальных структур роль света как регулиющего фактора по отношению к водорослям очевидна и является одинаково важной с первых дней эксперимента (см. рис. 6 а).

Быстрое увеличение биомассы, наблюдаемое после 20-х суток эксперимента (см. рис. 3), может объясняться многими причинами, каждая из которых вносит соответствующий вклад. Это может быть связано как с индивидуальным, так и с популяционным ростом прикрепленных к поверхности растений и животных [18]. В нашем случае в составе сообщества биообрастания по массе преобладали диатомовые водоросли, присутствовали проростки многоклеточных водорослей, из животных встречались гидроиды, мшанки, спирорбисы, личинки баянусов. Увеличение значений плотности биомассы могло происходить и за счёт последующих волн оседания и прикрепления расселительных форм. Хорошо известно, что ранее поселившиеся организмы могут являться дополнительной поверхностью для вновь оседающих поселенцев [18], в результате чего над поверхностью осевых структур создаётся сообщество со сложной пространственной структурой [9] и со своей динамикой роста. В наших предыдущих экспериментах [12] поверхность вертикальных структур при их плотном расположении на 30-е сутки покрывалась сплошным слоем из колоний *Berkeleya rutilans* с участием других видов диатомовых, которые, в свою очередь, обильно обрастали колониями *Licmophora ehrenbergii* (Kützing) Grunov 1880 и *L. flabellata*. При этом высота оброста достигала 3 мм, а на конструкциях при частом расположении структур — 6 мм. В настоящем эксперименте высота оброста на 36-е сутки экспозиции варьировала в пределах 0,31–1,84 мм, и к этому моменту наблюдали заметное снижение количества сухой массы биообрастания на единицу площади поверхности конструкций (см. рис. 4). Вышеуказанное и последующее снижение плотности биомассы (см. рис. 4) объясняется, возможно, тем, что происходит смыв с осевых

структур детрита, а с ним и диатомовых водорослей, на котором они поселяются. Но важно обратить внимание на то обстоятельство, что при дальнейшем экспонировании ИРК на этом же участке моря значения плотности биомассы биообрастания быстро достигали прежних максимальных величин [14]. Наблюдаемое снижение биомассы является, возможно, не закономерностью обрастательного процесса, а частным случаем, спровоцированным внешними факторами среды.

Следующий аспект нашего обсуждения затрагивает вопрос вертикального распределения биообрастания в границах ИРК. Поскольку в его составе по массе преобладали диатомовые водоросли, характер наблюдаемых распределений $W/S_i(Z)$ (см. рис. 6, 7, 8) будем связывать с поведением этой группы водорослей, что позволит нам проводить сравнения и с другими растительными объектами (как водными, так и наземными).

Мы исходим из того, что архитектура любого естественно созданного растительного полога, каким является и полог водорослей, формируемый на ИРК, оптимально организована по отношению к соответствующим условиям окружающей среды и, в частности, к уровню поступающей энергии. В наших экспериментах в границах рифовых конструкций мы создаём три варианта условий по уровню освещения и водообмену, и наблюдаются, соответственно, три варианта отклика фитосистемы (см. рис. 6). С увеличением плотности расположения вертикальных структур максимум плотности биомассы биообрастания перемещается с серединой части полога к его верхней границе. Сходная динамика наблюдается и в посевах, и в насаждениях сельскохозяйственных культур [20], и в древостое леса [5] с увеличением плотности их посадки. Аналогичные варианты вертикального распределения фитомассы обнаруживаются и в пологах многоклеточных водорослей [12, 13].

Схожесть картины вертикального распределения фитомассы объясняется тем, что каждый вид или группа растений формируют максимум биомассы в оптимальных для них условиях, т. е. тогда, когда поглощённая ими фотосинтетически активная радиация (ФАР) близка интенсивности радиации приспособления и когда КПД газообмена максимален [22]. Чаше наблюдается одновершинность в распределениях концентрации фитомассы в пологе, с преимущественным расположением максимума в верхнем или среднем его горизонте [5, 12, 13, 20, 22].

Выводы:

1. Каждый этап колонизации поверхности ИРК гидробионтами («транспорт», «оседание», «прикрепление», «рост») опосредованно связан со структурированностью пространства искусственных рифовых конструкций. С ней же связана и пространственная организация растительного полога ИРК.
2. Обнаруживается явное сходство в пространственной организации фитосистем ИРК и естественных пологов водных и наземных растений.

Исследования выполнены в рамках бюджетной темы ФГБУН ИМБИ по теме «Изучение механизмов адаптации, трансформации и эволюции морских и океанических систем в условиях климатических изменений и антропогенного влияния» (гос. рег. № 115081110014).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Брайко В. Д. *Обрастание в Черном море*. Киев : Наукова думка, 1985. 124 с. [Brajko V. D. *Obrastanie v Chernom more*. Kiev: Naukova dumka, 1985, 124 p. (in Russ.)].
2. Брянцева Ю. В., Лях А. М., Сергеева А. В. *Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря*. Севастополь, 2005. 25 с. (Препринт / НАН Украины, Институт биологии южных морей).
3. Горбенко Ю. А. *Экология морских микроорганизмов перифитона*. Киев : Наукова думка, 1977. 252 с. [Gorbenko Yu. A. *Ekologiya morskikh mikroorganizmov perifitona*. Kiev: Naukova dumka, 1977, 252 p. (in Russ.)].
- [Bryantseva Yu. V., Lyakh A. M., Sergeeva A. V. *Raschet ob'ёмov i ploshchadei poverkhnosti odnokletochnykh vodoroslei Chernogo morya*. Sevastopol, 2005, 25 p. (Preprint / NAN Ukrainy, Institut biologii yuzhnykh morei). (in Russ.)].

4. Ковальчук Ю. Л., Неврова Е. Л., Шалаева Е. А. *Диатомовые обрастания твердых субстратов*. Москва : Т-во науч. изд-в КМК, 2008. 174 с. [Koval'chuk Yu. L., Nevrova E. L., Shalaeva E. A. *Diatomovye obrastaniya tverdykh substratov*. Moscow: T-vo nauch. izd-v KMK, 2008, 174 p. (in Russ.)].
5. Карманова И. В. *Математические методы изучения роста и продуктивности растений*. Москва : Наука, 1976. 221 с. [Karmanova I. V. *Matematicheskie metody izucheniya rosta i produktivnosti rastenii*. Moscow: Nauka, 1976, 221 p. (in Russ.)].
6. Ли Р. И., Рябушко Л. И. Сезонная динамика видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей эпилитона Карантинной бухты в зависимости от температуры воды в Чёрном море // *Системы контроля окружающей среды* : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь, 2010. С. 215–221. [Li R. I., Ryabushko L. I. Sezonnaya dinamika vidovogo sostava i kolichestvennykh kharakteristik diatomovykh vodoroslei epilitona Karantinnoi bukhty v zavisimosti ot temperatury vody v Chernom more. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*: sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, Mor. gidrofiz. in-t. Sevastopol, 2010, pp. 215–221. (in Russ.)].
7. Марфенин Н. Н. *Феномен колониальности*. Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1993. 239 с. [Marfenin N. N. *Fenomen kolonial'nosti*. Moscow: Izd-vo Mosk. un-ta, 1993, 239 p. (in Russ.)].
8. Неврова Е. Л. *Бентосные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Чёрного моря: разнообразие и структура таксоценов различных биотопов* : автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01, 03.02.10. Москва, 2015. 45 с. [Nevrova E. L. *Bentosnye diatomovye vodorosli (Bacillariophyta) Chernogo morya: raznoobrazie i struktura taksotsenov razlichnykh biotopov*: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk: 03.02.01, 03.02.10. Moscow, 2015, 45 p. (in Russ.)].
9. Парталы Е. М. *Обрастание в Азовском море*. Мариуполь : Рената, 2003. 378 с. [Partaly E. M. *Obrastanie v Azovskom more*. Mariupol': Renata, 2003, 378 p. (in Russ.)].
10. Празукин А. В. Формирование фитообрастаний на искусственных рифовых конструкциях // *Альгология*. 2001. Т. 11, № 1. С. 57–69. [Prazukin A. V. Phytofouling formation on the artificial reef constructions. *Al'gologiya*, 2001, vol. 11, no. 1, pp. 57–69. (in Russ.)].
11. Празукин А. В. Водные биокосные фитосистемы природного и антропогенного происхождения (структурное сопоставление) // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 2. С. 16–28. [Prazukin A. V. Water bioinert phytosystems of anthropogenic and natural origins (structural comparison). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 16–28. (in Russ.)].
12. Празукин А. В. *Экологическая фитосистемология*. Москва : Перо, 2015. 375 с. [Prazukin A. V. *Ecological Phytosystemology*. Moscow: Pero Publ., 2015, 375 p. (in Russ.)].
13. Празукин А. В., Фирсов Ю. К. Архитектоника растительных пологих цистозировых фитоценозов, Черное море // *Вестник Тверского Государственного университета. Сер.: Биология и экология*. 2016. № 1. С. 105–118. [Prazukin A. V., Firsov Yu. K. The architectonics of cystoseira phytocenoses canopies in the Black Sea. *Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya*, 2016, no. 1, pp. 105–118. (in Russ.)].
14. Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Холодов В. В., Ли Р. И. Сезонная динамика биообрастания искусственных рифовых конструкций в евтрофируемой морской акватории // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т.: сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 3. С. 432–435. [Prazukin A. V., Firsov Yu. K., Holodov V. V., Li R. I. Sezonnaya dinamika bioobrastaniya iskusstvennykh rifovykh konstrukcii v evtrofiruemoi morskoi akvatorii. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy*: v 3-kh t.: sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem,

- priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept. 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2016, vol. 3, pp. 432–435. (in Russ.).
15. Празукин А. В., Хайлов К. М. Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях в сравнении с другими фитосистемами // *Гидробиологический журнал*. 1998. Т. 34, № 5. С. 38–48. [Prazukin A. V., Khailov K. M. Spatial organization of the canopy of diatom fouling on experimental constructions in comparison with other phytosystems. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1998, vol. 34, no. 5, pp. 38–48. (in Russ.).]
 16. Празукин А. В., Хайлов К. М., Ковардаков С. А. Сравнение структурно-функциональных соотношений в морских фитосистемах разного уровня организации на основе их унифицированного описания // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 3. С. 51–62. [Prazukin A. V., Khailov K. M., Kovardakov S. A. Comparison of structural and functional relationships in marine phytosystems of different levels of organization on the basis of their unified description. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 51–62. (in Russ.).]
 17. Протасов А. А. *Пресноводный перифитон*. Киев : Наукова думка, 1994. 307 с. [Protasov A. A. *Presnovodnyi perifiton*. Kiev: Naukova dumka, 1994, 307 p. (in Russ.).]
 18. Раилкин А. И. *Процессы колонизации и защита от биообрастания*. Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1998. 272 с. [Raillkin A. I. *Protsessy kolonizatsii i zashchita ot bioobrastaniya*. Sankt-Peterburg: Izd-vo S.-Petersburg. un-ta, 1998, 272 p. (in Russ.).]
 19. Раилкин А. И. *Колонизация твердых тел бентосными организмами*. Санкт-Петербург : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 427 с. [Raillkin A. I. *Kolonizatsiya tverdykh tel bentosnymi organizmami*. Sankt-Peterburg: Izd-vo S.-Petersb. un-ta, 2008, 427 p. (in Russ.).]
 20. Росс Ю., Нильсон Т. Вертикальное распределение биомассы в посевах // *Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности*. Москва : Наука, 1966. С. 96–108. [Ross Yu., Nil'son T. Vertikal'noe raspredelenie biomassy v posevakh. In: *Fotosinteziruyushchie sistemy vysokoi produktivnosti*. Moscow: Nauka, 1966, pp. 96–108. (in Russ.).]
 21. Рябушко Л. И. *Микрофитобентос Черного моря*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 416 с. [Ryabushko L. I. *Microphytobentos of the Black Sea*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2013, 416 p. (in Russ.).]
 22. Тамметс Т. Х., Тооминг Х. Г. Функциональность архитектуры фитоценоза // *Физиология растений*. 1985. Т. 32, вып. 4. С. 629–635. [Tammets T. H., Tooming H. G. Funkcional'nost' arhitektury fitotsenoza. *Fiziologiya rastenii*, 1985, vol. 32, iss. 4, pp. 629–635. (in Russ.).]
 23. Фирсов Ю. К. Исследование фотосинтеза фитоперифитона стеклянных пластин в зависимости от сезона и длительности экспозиции субстрата в море // *Системы контроля окружающей среды* : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. Гидрофиз. ин-т. Севастополь, 2013. Вып. 19. С. 268–272. [Firsov Yu. K. Issledovanie fotosinteza fitoperifitona steklyannykh plastin v zavisimosti ot sezona i dlitel'nosti ekspozitsii substrata v more. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*: sb. nauch. tr. / NAN Ukrainy, Mor. Gidrofiz. in-t. Sevastopol, 2013, iss. 19, pp. 268–272. (in Russ.).]
 24. Хайлов К. М., Празукин А. В., Рабинович М. А., Чепурнов В. А. Связь биологических параметров фитообрастания с физическими параметрами экспериментальных «рифовых» конструкций в евтрофируемой морской акватории // *Водные ресурсы*. 1994. Т. 21, № 2. С. 166–175. [Khailov K. M., Prazukin A. V., Rabinovich M. A., Chepurnov V. A. Relation of the biological parameters of periphyton and physical parameters of experimental reef Structures in an Eutrophicated Marine Environment. *Vodnye resursy*, 1994, vol. 21, no. 2, pp. 166–175. (in Russ.).]
 25. Хайлов К. М., Празукин А. В., Смолев Д. М. Формирование и рост поселений водорослей на экспериментальных объектах // *Ботанический журнал*. 1995. Т. 80, № 9. С. 21–34. [Khailov K. M., Prazukin A. V.,

- Smolev D. M. Formirovanie i rost poselenii vodoroslei na eksperimental'nykh ob'ektakh. *Botanicheskii zhurnal*, 1995, vol. 80, no. 9, pp. 21–34. (in Russ.).
26. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Смолев Д. М., Празукин А. В. Геометрические условия заполнения гидробионтами пространств и поверхностей искусственных жилищ // *Успехи современной биологии*. 1998. Т. 118, вып. 5. С. 585–596. [Khailov K. M., Yurchenko Yu. Yu., Smolev D. M., Prazukin A. V. Geometric conditions for filling hydrobionts of spaces and surfaces of artificial dwellings. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1998, vol. 118, iss. 5, pp. 585–596. (in Russ.).]
27. Юрченко Ю. Ю. *Биогеохимический подход в изучении обрастания и задачах конструирования искусственных рифов*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10. Севастополь, 2000. 21 с. [Yurchenko Yu. Yu. *Biogeokhimicheskii podkhod v izuchenii obrastaniya i zadachakh konstruirovaniya iskusstvennykh rifov*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk: 03.02.10. Sevastopol, 2000, 21 p. (in Russ.).]
28. Acs E., Kiss K. T. Colonization processes of diatoms on artificial substrates in the River Danube near Budapest (Hungary). *Hydrobiologia*, 1993, vol. 269/270, pp. 307–315. doi: [10.1007/BF00028029](https://doi.org/10.1007/BF00028029).
29. Almeida O. U. H., Beltrones D. A. S. Variations in the structure of epiphytic diatom assemblages in subtropical macroalgae. *Hidrobiologica*, 2008, vol. 18, no. 1, pp. 51–61.
30. Cattaneo A., Amireault M. C. How artificial are artificial substrata for periphyton. *Journal of the North American Benthological Society*, 1992, vol. 11, no. 2, pp. 244–256. doi: [10.2307/1467389](https://doi.org/10.2307/1467389).
31. Desrosiers C., Leflaive J., Eulin A., Ten-Hage L. Optimal colonization and growth of marine benthic diatoms on artificial substrata: protocol for a routine use in bioindication. *Journal of Applied Phycology*, 2014, vol. 26, iss. 4, pp. 1759–1771. doi: [10.1007/s10811-013-0204-3](https://doi.org/10.1007/s10811-013-0204-3).
32. Railkin A. I. *Marine biofouling: Colonization processes and defenses*. Boca Raton (Florida, USA); London; New York; Washington: CRC Press, 2004, 303 p.
33. Scheer B. T. The development of marine fouling communities. *Biological Bulletin*, 1945, vol. 89, no. 1, pp. 103–121. doi: [10.2307/1538088](https://doi.org/10.2307/1538088).
34. Wahl M. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, vol. 58, no. 1-2, pp. 175–189. doi: [10.3354/meps058175](https://doi.org/10.3354/meps058175).
35. Wahl M. Living attached: Aufwuchs, fouling, epibiosis. In: *Fouling Organisms in the Indian Ocean: Biology and Control Technology*. Nagabhushanam R., Thompson M. F. (Eds.). New Delhi: Oxford and IBH Publ. Co, 1997, pp. 31–83.

BIOFOULING FORMATION IN THE ARTIFICIAL REEF STRUCTURED SPACE

A. V. Prazukin, Yu. K. Firsov, R. I. Li, V. V. Kholodov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: prazukin@mail.ru

The paper focuses on the possibility of using artificial reef structures (ARS) to control biofouling and focuses on the spatial organization of vegetative canopies formed in the ARS, which is relevant for solving the problems of cultivation of hydrobionts on solid substrates. ARS is a kind of stockade made up of cylindrical vertical structures ($d_i = 0.33$ cm, $l_i = 20$ cm) that are placed on a horizontal plate ($S_0 = a_1 \cdot a_2 = 900$ cm²). The stockade covers space ($V_g = 0.018$ m³) partly occupied by vertical structures ($\sum V_i = V_i \cdot n$, where n is the total number of axial structures on the module horizontal surface), while the rest of it remains free ($V_f = V_g - \sum V_i$). Three possible densities were considered for the arrangement of the said vertical structures (n/S_0), and namely: 544, 3956 and 10 678 pieces per m², while the concentration of their surface area within the ARS ($C_s = (\sum S_i) / V_g$) was set as 0.056, 0.295 and 1.106 per cm. For 43 days (from May 27 to July 9 2014), the ARSs were kept in the offshore strip of the Sevastopol Bay (Black Sea) at the depth of 2 m.

The water temperature in the sea ranged from 23.3 to 25.6 °C. Samples were taken every 6–8 days. In the composition of the biofouling, diatom algae were found to be predominating in the mass, while also present were sprouts of multicellular algae and, of animals, hydroids, bryozoans, spirogobis, and larvae of balanuses were also observed. On the 7th day of exposure, 51 species of diatom algae were found on the surface of the ARS with a loose (544 pieces per cm²) and dense (10 678 pieces per cm²) structures arrangement, with only 15 species making a significant (> 5 %) contribution to the total number (n_i , %) and biomass (W_i , %) of the community in certain sections of vertical structures (*Achnanthes longipes*, *Amphora hyalina*, *Berkeleya rutilans*, *Cylindrotheca closterium*, *Entomoneis paludosa*, *Haslea ostrearia*, *Licmophora abbreviata*, *L. hastata*, *Neosynedra provincialis*, *Nitzschia sigma*, *N. tenuirostris*, *Parlibellus delognei*, *Pleurosigma elongatum*, *Proboscidea insecta*, *Trachyneis aspera*). The values of the Sorensen – Chekanovskii ($K_{sc} = 0.7$) and Stugren – Radulescu ($P_{sr} = -0.077$) coefficients indicate a very close similarity between the systematic composition of the communities being compared. As the fouling density value changes in vertical structures (W/S_i) during the period under consideration, four characteristic stages can be distinguished. The first, by convention, is completed on the 7th day of observation, and an approximately equal fouling density (0.51–0.91 mg (dry weight) per cm²) is found to have been created by this time on the tops of the structures, regardless of the density of their structures, and it differs significantly (0.03–0.57 mg (dry weight) per cm²) in the middle part of the ARS. The second stage (7th–21st days) is characterized by low rates of biomass increase per unit of the surface colonized (0.003–0.08, 0.25, -0.17 mg (dry weight) · day⁻¹ · cm⁻²) and by relatively low values W/S_i (0.36–2.23 mg (dry weight) per cm²). The third stage is characterized by a rapid increase in the fouling density (0.30–0.75 mg (dry weight) · day⁻¹ · cm⁻²). The maximum W/S_i (3.09–9.07 mg (dry weight) per cm²) is reached on the 29th and 36th days of exposure. The fourth, final stage is characterized by a decrease in W/S_i , this being the period of partial “disintegration” of the previously formed fouling community. The paper analyzes in detail the vertical distribution of the dry biofouling biomass (W/S_i) along the axial structures with different density of their arrangement on the 7th, 14th, 21st, 29th, 36th and 43rd days of the experiment. The general picture of the vertical distribution of W/S_i on the 29th and 43rd days was found to be similar. With the increase in the density of vertical structures arrangement, the maximum fouling biomass shifts towards the upper boundary of the ARS. In loosely arranged structures, the maximum biomass is located in the middle part of the canopy, while in not so densely arranged structures (3956 pieces per cm²), the bulk of the biomass (83.5–73.8 %) is concentrated in the upper half of the canopy, while in densely arranged structures, in the upper 2-cm layer (63.9–79.3 %). The paper also considers the relationship between the biofouling dry mass concentration throughout the inhabited space ($C_w = (\sum W_i) / V_f$) and the concentration of the ARS physical surface with respect to the upper ARS (1) layer and the entire volume of the reef structure (2) in 20-cm high structures on the 29th day of the experiment ((1): $C_w = -0.232 + 7.136C_s$, $R^2 = 0.99$; (2): $C_w = 0.084 + 2.652C_s$, $R^2 = 0.93$). It shows that in 20-cm vertical structures an increase in the value of C_s is accompanied by the increased screening effect produced by both structure elements and biofouling – a process which leads to the growth of biofouling agents being partially checked by the insufficient inflow of light and biogenic elements and, accordingly, to a “shortage” of biomass in the given volume of the structure space.

Keywords: biofouling, phytofouling, colonization, phytocenosis, diatoms, artificial reef, vegetative canopy, inhabited space, communities inhabiting hard surfaces