

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 18

БИОЛОГИЯ ОБРАСТАНИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ — 1970

C r i s p D.J. Surface chemistry, a factor in the settlement of marine invertebrate larvae.- Proc. Fifth Mar. Biol. Sym. Göteborg, 1965.

C r i s p D.J. a. M e a d o w s P.S. The chemical basis of gregariousness in cirripedes.- Proc. Roy. Soc. B., 156, 1962.

C r i s p D.J. a. W i l l i a m s G.B. Effect of extracts from Fucoids in promoting settlement of epiphytic Polyzoa.- Nature, 188, 4757, 1960.

G a u t t i e r Y.V. Recherches écologiques sur les bryozoaires chilostomes en Méditerranée occidentale.- Fac. Sci. Univ. Marseille, 1961.

K n i g h t-J o n e s E.W. Gregariousness and some other aspects of the settling behaviour of Spirorbis.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 30, 1, 1951.

K n i g h t-J o n e s E.W. Laboratory experiments on gregariousness during settling in Balanus balanoides and other barnacles.- J. Exp. Biol., 30, 4, 1953.

P o w e l l N.A. a. G r o w e l l G.D. Studies on Bryozoa (Polyzoa) of the Bay of Fundy region. I. Bryozoa from the intertidal zone of Minas Basin and Bay of Fundy.- Cah. Biol. Mar., 8, 4, 1967.

R y l a n d J.S. Experiments on the selection of algae substrates by Polyzoon larvae.- J. Exp. Biol., 36, 4, 1959.

W i l l i a m s G.B. The effects of extracts of Fucus serratus in promoting the settlement of the larvae of Spirorbis borealis.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 44, 2, 1964.

W i l s o n D.P. The settlement of Ophelia bicornis Savignyi larvae. The 1951 experiments.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 31, 2, 1953.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ЧЕРНОМОРСКИХ МШАНОК (БРЮЗОА)

В.Д.Брайко

Мшанки по способу размножения делятся на я и ц е к л а - д у щ и х, имеющих личинок (цифонаутов) с хорошо развитым кишечником, продолжительным периодом планктонной жизни, питающихся планктоном, и ж и в о р о д я щ и х, у которых личинки (тро-

хофоры) имеют лишь рудиментарный кишечник или лишены его, питаются за счет желтка, и потому развитие их не зависит от наличия в планктоне пищи (Marcus, 1940).

По способу питания цифонаутесы, подобно планктонным личинкам других беспозвоночных животных с соответствующим типом питания, отнесены Торсоном (Thorson, 1946) к категории планктонотрофов, трохофоры — к лецитотрофным личинкам.

У черноморских мшанок имеются личинки двух типов.

При помощи цифонаутес размножается небольшое число видов, относящихся к семейству *Membranipora Elaineville*. Проухо (Proucho, 1892) подобного типа личинок нашел у мшанок из отряда *Stenostomata*. Продолжительность планктонной жизни цифонаутес длится от четырех-пяти недель до двух месяцев. Вначале принадлежность цифонаутес к классу мшанок не была установлена, поэтому ему было дано особое родовое название *Cyphonautes*. Личинку подобного типа впервые описал Эренберг (Ehrenberg, 1838), назвав ее *Cyphonautes compressus*, полагая, что найденный вид имеет отношение к коловороткам. Несколько позже цифонаутес был переописан Миллером (Miller, 1854) и отнесен к аннелидам. Семпер (Semper, 1857) и Клапаред (Claparede, 1863) приняли цифонаутеса за ларвальную стадию моллюсков. Только Шнейдеру (Schneider, 1869), проследившему развитие *C. compressus* до превращения его в анцеструлу *Membranipora pilosa*, удалось установить, что цифонаутес является личинкой мшанок. Помимо того, что автор определил принадлежность цифонаутес, он привел также его описание. Однако, несмотря на то, что природа цифонаутес стала известна, название, ранее введенное Эренбергом, за личинкой мшанок сохранилось, хотя оно ничего общего не имело с таковым взрослых форм. В тех случаях, когда видовая принадлежность цифонаутес не была известна, им давалось новое название. В связи с этим в литературе появились описания цифонаутес без указания их видовой принадлежности (Lohmann, 1904, 1911). В ряде случаев, как выяснилось, личинок, относящихся к одному и тому же виду мшанок, описывали под различными названиями, что привело к известной путанице. Определенная ясность в этот вопрос была внесена Риландом (Ryland, 1964). Автор, изучив цифонаутесы, описанные для европейских вод, установил, что *C. schneideri* и *C. borealis* являются личинками *M. membranacea*; *C. balticus* и *C. compressus* после оседания дают рост одному и тому же виду мшанки *M. pilosa*; *C. barrovi* оказался личинкой *M. crustulenta*. Во избежание дальнейшей путаницы в названиях

цифонаутес Риланд считает, что для личинок мшанок необходимо использовать то же название, что и для взрослых видов, с чем нельзя не согласиться.

Основная масса мшанок размножается с помощью личинок трохофорного типа. В отличие от цифонаутес продолжительность планктонной жизни их невелика и может длиться менее суток. Вероятно поэтому, трохофоры, в отличие от цифонаутес, изучены крайне слабо. Достаточно сказать, что из 3000 видов мшанок, известных для Мирового океана (Сб. Морское обрастание, 1957), личинки описаны лишь для немногих из них (не более 30 видов). Вместе с тем изучение их представляет значительный интерес для выяснения некоторых спорных вопросов в систематике, для более глубокого понимания отдельных вопросов филогении. Материалы по биологии размножения мшанок послужат изысканию более эффективных мер борьбы с обрастанием, в которых мшанки играют далеко не последнюю роль.

РАЗМНОЖЕНИЕ МШАНОК С ПОМОЩЬЮ ЦИФОНАУТЕС

Размножение *Electra pilosa* (L.). Из черноморских мшанок с помощью цифонаутес размножаются такие виды, как *Electra postachys* (B u s k), *E. crustulenta* B o r g, *E. pilosa* и *Conopsea varati* Canu, личинки которых для других морей описаны рядом исследователей (Atkins, 1955a; Cook, 1962, 1964, и др.), тогда как для Черного моря такие сведения отсутствуют.

В настоящей статье остановимся на биологии размножения *E. pilosa* — одной из наиболее массовых мшанок Черного моря, встречающейся в обрастании.

Из всех известных личинок мшанок наиболее полно изучен цифонаутес *E. pilosa*, что, по всей вероятности, обусловлено массовостью и широким распространением этого вида. Не случайно, что цифонаутес, впервые описанный Эренбергом (1838) под названием *Syrhonautes compressus*, оказался личинкой этой мшанки. Описание и рисунки цифонаутес *E. pilosa* имеются в ряде работ: в монографии Борруаса (Barrois, 1877) по эмбриональному развитию мшанок, в работе Купельвизера (Kupelwiser, 1877), где дано детальное строение *Syrhonautes compressus*, и ряде других (Marcus, 1940; Thorson, 1946; Cook, 1964). Но наиболее полно метаморфоз личинки *E. pilosa*, изменение ее с возрастом, способ прикрепления к субстрату прослежены Аткинсом (Atkins, 1955a). Им же (1955b) описаны механизм питания и способ движения цифонаутес этой мшанки. Изучением питания личинок *E. pilosa* занимался Девез (Devese, 1953). Автор нашел, что они способны питаться бактериями.

Однако все эти исследования проводились не на черноморских цифонаутесах, по черноморским личинкам имеется лишь небольшая работа Остроумова (Ostroumoff, 1855), в которой приведено краткое описание цифонаутес *Membranipora periaschowi* Ostro. Морфология личинок этого вида, изменение ее с ростом, строение анцеструлы, а также характер формирования колоний, как показали наши наблюдения (Брайко, 1960), идентичны с *E. pilosa*, что дало возможность *M. periaschowi* свести в синоним с *E. pilosa*.

Личинки *E. pilosa* встречаются в планктоне почти круглый год, исключая самые холодные месяцы (январь — март). Но наиболее массовое появление их в планктоне приходится на весенне-осенний период (май-сентябрь).

В период размножения в каждом фертильном зоиде может находиться до 50 яиц. Оплодотворение их происходит в полости зоида, после чего через межщупальцевый орган они выбрасываются во внешнюю среду. Проследить весь цикл развития *E. pilosa*, начиная от яйца до цифонаутеса, нам не удалось. Цифонаутесы этой мшанки самых различных размеров отлавливались из планктона и содержались в лабораторных условиях до превращения их в анцеструлу и последующего формирования зоидов.

Морфология цифонаутес *E. pilosa* сходна с таковой других мшанок. Он обладает резко выраженной двусторонней симметрией, покрыт с боков тонкими раковинками (створками). Соединены они между собой при помощи смыкающей мышцы, расположенной между входом в кишечник и задней кишкой. В верхнем полушарии створки заканчиваются небольшой выемкой, образуя тем самым круглое отверстие, через которое высовывается теменный орган. Сверху он покрыт венчиком ресничек. В нижней части на антерисальном конце личинка несет прототрох, за которым следует грушевидный, или периформальный, орган. Последний состоит из железистых и мерцательных клеток, поэтому его называют еще и железистым органом. Позади грушевидного органа находится глубоко впяченное внутрь оральное поле с обширной полостью. Нижнее полушарие личинки несет кольцо довольно длинных ресничек, так называемый преоральный ресничный обруч. Цифонаутес имеет хорошо развитый петлеобразно изогнутый кишечник. Анальное отверстие открывается в посторальной части личинки. Между ртом и анусом, несколько преанально, находится присоска, или базальная пластинка. Образуется она у личинки в период планктонной жизни.

Молодые цифонаутесы *E. pilosa* мелких размеров (100 - 150 мк) совершенно прозрачные. Вдоль нижнего края створок едва заметен точечный орнамент. Взрослые личинки желтовато-коричневого цвета. Особенно интенсивно пигментированы вдоль базальной части створок. Створки цифонаутес *E. pilosa* с закругленными углами, со слабо изогнутым оральным краем. Посторальный конец раковинок прямой или изогнут в нижней части. По своей длине он равен или несколько короче орального края. Этот признак очень характерен не только для взрослых цифонаутес *E. pilosa*, но и для молодых его стадий. Высота створок обычно меньше, чем ширина. Редже встречаются личинки, у которых высота несколько больше основания. Размеры личинок, готовых к оседанию, - 300 мк у основания, длина орального края - до 270 мк (рис. 1). Размеры цифонаутес из плимутских вод сравнительно больших размеров (Atkins, 1955a).

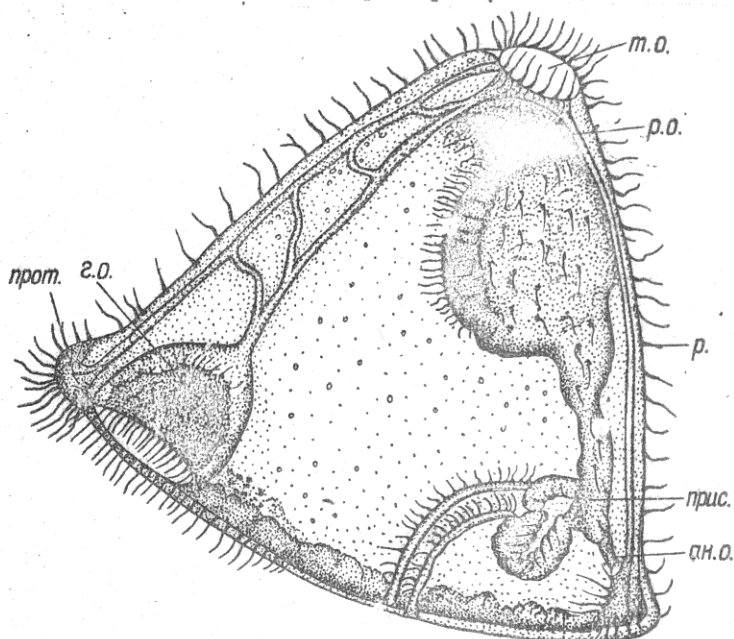


Рис. 1. Цифонаутес *E. pilosa*:

г.о. - грушевидный орган, прис. - присоска, р.о. - ротовое отверстие, т.о. - теменной орган, прот. - прототрох, р. - раковинка, ан.о. - анальное отверстие.

Период планктонной жизни черноморских цифонаутов длится около месяца, в северных морях они находятся в планктоне до двух месяцев (Markus, 1926). Личинки, закончив метаморфоз, способны оседать на любой субстрат. Перед оседанием они опускаются на дно, скользя по нему периформальным органом, который, по мнению Аткинса (1955а), выделяет клейкое вещество. С помощью желатиноподобной слизи личинка задерживается в каком-либо месте, напоминая при этом сильно сплюснутый с боков треугольник, поставленный на ребро. Затем проксимальная часть створок личинки расходится, а дистальная тем самым заходит одна за другую, сплошь прикрывая формирующуюся особь (рис. 2). С помощью присоски личинка плотно прикрепляется к субстрату и претерпевает метаморфоз. Последний у мшанок носит некротический характер, что не позволяет установить связь между органами личинки и взрослой мшанки. Кишечник и другие органы цифонаутов подвергаются распаду, давая начало цистиде, состоящему из эктодермы и мезодермы с целомической полостью внутри. Спустя одни, двое суток, осевшая личинка превращается в анцеструлу, которая иногда несет большее число шипов (до 5-7) и меньшее число щупалец (II), чем последующие зоиды (рис. 3).

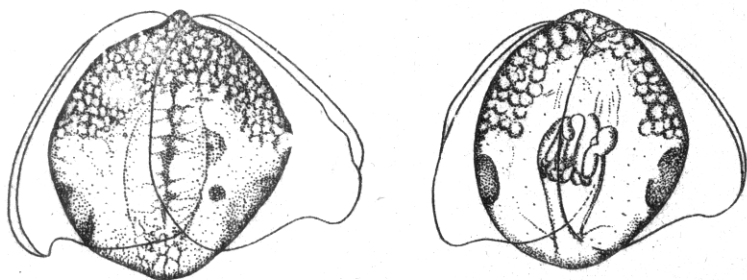


Рис. 2. Формирующаяся анцеструла *E. pilosa*.

РАЗМНОЖЕНИЕ МШАНОК С ПОМОЩЬЮ ТРОХОФОР

Размножение *Lepralia pallasiana* Moll. *L. pallasiana* встречается на различных субстратах и является доминирующей формой в обрастании.

Впервые описание биологии этой мшанки начиная от первой сегментации яйца до появления трохофоры было дано Рейнгардом (1875). Рисунки гистологических срезов превращающейся личинки имеются в работе Остроумова (1886). Однако, описания трохофоры автор не приводит, ограничиваясь замечанием, что они крупных размеров, беловатого, желтоватого, коричневого цвета, типа обыкновенного. Рисунки и описание личинки *L. pallasiana* из европейских вод дано Борруа (1877). *L. pallasiana* размножается круглый год, исключая самое холодное время года (январь - февраль). Массовое появление личинок в планктоне отмечается в марте - мае. В северных морях

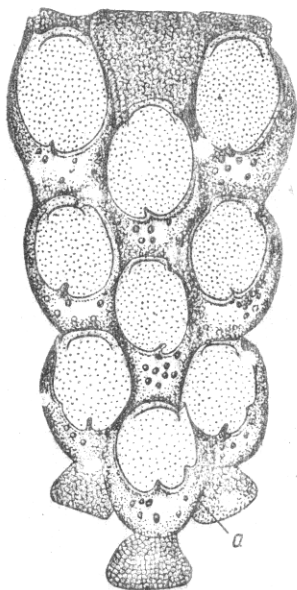


Рис. 3. Молодая колония *E. pilosa*:
а - анцеструла.

максимум в оседании личинок приходится на июнь - сентябрь, с пиком в августе (Ryland, 1963). В момент вступления колонии в период размножения в каждом фертильном зоиде формируются яйца, которые, как правило, находятся на различной стадии зрелости. Созревание их происходит порционно. Сформировавшееся яйцо освобождается от окружающих его фолликулярных клеток и попадает в полость зоида, где подвергается оплодотворению. Дальнейшее развитие его происходит в щупальцевом влагалище. Одновременно здесь развивается только одно яйцо. К моменту полного его созревания и выхода во внешнюю среду в щупальцевое влагалище поступает новое яйцо (если таковые имеются в зоиде), где и развивается до трохофоры. Сверху зародыш покрыт яйцевой оболочкой. Еще до выхода его из щупальцевого влагалища он подвергается дифференцировке, особенно четко выделяется корона, несущая поясok очень длинных ресничек (рис. 4). Последние находятся в постоянном движении,

что способствует быстрому разрыву яйцевой оболочки и освобождению из нее личинки после выхода последней во внешнюю среду.

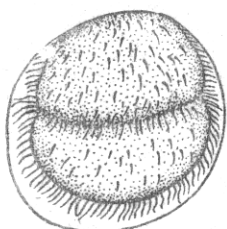


Рис. 4. Яйцо *Lepralia pallasiana* М о л л перед выходом из материнского зоида.

Трохофора *L. pallasiana* округлой формы, слегка сплюснута в спинно-брюшном направлении, довольно крупных размеров (до 300 мк), ярко окрашена, от темно-красного до коричневого цвета, что обусловлено наличием пигмента. Последний у мшанок каротиноидного характера (Ryland, 1958)*. Фактически весь органогенез личинка заканчивает в период пребывания ее в шупальцевом влагалище. Дальнейшее изменение трохофоры, по выходе ее в планктон, связано с разрастанием клеток короны, представляющей

преоральный мерцательный обруч-гомолог орального ресничного кольца цифонаутес. Корона снабжена очень длинными ресничками (60 мк) и делит трохофору на два отдела. Верхний, аборальный, несет темной орган, в центре его находится скопление более темных нервных клеток. Оральный отдел трохофоры несет железистый, или грушевидный, орган-гомолог грушевидного или периформального органа цифонаутес, и присоску. Здесь же, несколько ниже короны, находятся лентообразно расположенные мелкозернистые пятна, образующие вокруг трохофоры как бы кольцо. Находясь в планктоне, личинка совершает постоянные круговые движения, напоминая при этом диск, обрамленный венчиком ресничек (рис. 5).

Трохофоры *L. pallasiana* не питаются. Продолжительность планктонной жизни их невелика и длится не более суток. В случаях отсутствия подходящего субстрата для оседания они могут находиться в планктоне трое суток. Перед оседанием трохофора опускается на дно и начинает ползать, при этом она сильно вытягивается, напоминая планулу гидроидов. Чувствительными ресничками грушевидного органа личинка как бы скользит по субстрату, активно отыскивая место для оседания. Затем с помощью присоски она плотно

* По мнению Риланда (Ryland, 1958), цвет развивающихся эмбрионов, как и число шупалец, должны быть включены в описание мшанок наряду с другими характеристиками.

прикрепляется к субстрату, реснички терзаются, трохофора покрывается кутикулой. В одной ее части, соответствующей проксимальному концу будущей анцеструлы, обособляется группа клеток, дающая начало полипиду мшанки (рис. 6). На вторые сутки после оседания трохофоры образуется анцеструла, строение которой отличается от последующих зоидов (рис. 7).

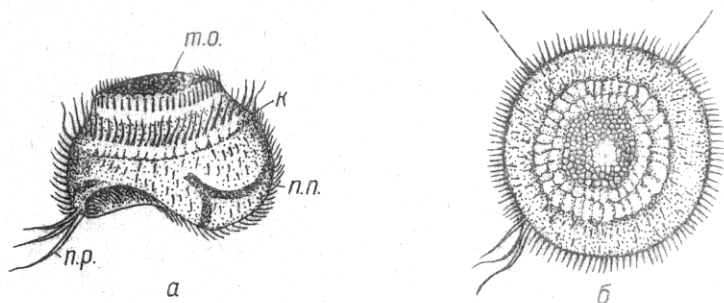


Рис. 5. Трохофора *L. pallasiana*:

а - вид сбоку, б - вид сверху;
т.о. - темный орган, к. - корона,
п.п. - пигментные пятна, п.р. - пучок
ресничек грушевидного органа.

Изучена также биология размножения *L. pallasiana* f. *bifoliata* Ostr.

Эта форма, как правило, встречается на водорослях и раковинах брюхоногих моллюсков. Отличается она от *L. pallasiana* наличием вокруг отверстия зоида выроста, или перистомы.

Трохофоры *L. pallasiana* f. *bifoliata* Ostr., как показали наблюдения, не отличаются от таковых *L. pallasiana*. При оседании (в эксперименте) они дают рост зоидам обычной *L. pallasiana*.

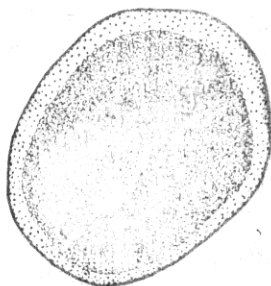


Рис. 6. Формирующаяся анцеструла *L. pallasiana*.

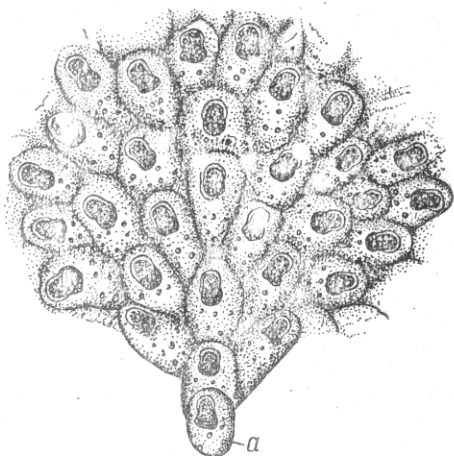


Рис. 7. Молодая колония *L. pallasiana*:
а - анцеструла.

Следовательно, колонии *L. pallasiana* f. *bifoliata* формируются только в случае поселения личинок на водорослях или же других, каких-либо сильно испещренных субстратах. Многочисленные изменения зоидов, отмеченные у *L. pallasiana*, обусловлены широкой пластичностью этого вида и способностью трохофор оседать и формировать колонии на любом, имеющемся в наличии субстрате.

Размножение *Lepralia turgenewi* (Ostroumow, 1886)

L. turgenewi до последнего времени считалась очень редкой формой. Однако, как удалось выяснить, этот вид наиболее обычен на водорослях - филофоре и особенно кароллине, таломы которой бывают сплошь покрыты этой мшанкой. В обрастаниях она не отмечена. Однако изучение ее биологии очень важно с точки зрения установления филогении отдельных групп мшанок.

Впервые эта мшанка была описана Остроумовым (1886) в статье по исследованию мшанок Севастопольской бухты, но биология размножения ее затронута вскользь. В работе упоминается о цвете личинки и ее размерах, занимающих, как указывает автор, середину между трохофорами *Cellularia sarcoculus* и *Lepralia pallasiana*. В отличие от ранее описанной мшанки яйца *L. turgenewi* после оплодотворения (внутри зоида) поступают в овицеллы. Последние фор-

мируются только у фертильных зоидов колонии. Размножается этот вид мшанки круглый год, но массовое появление личинок отмечается в летние месяцы.

В каждой овицелле одновременно находится одно яйцо, но развиваются в ней и последующие эмбрионы, которые продуцируют зоид в процессе размножения. Эта особенность овицелл свойственна всем изученным нами овицеллоносным мшанкам. Подобное явление еще ранее было замечено Силеном (Silen, 1944) у мшанок северных морей. Автором установлено, что все яйца, которые продуцирует зоид, развиваются в одной и той же овицелле.

Яйца у *L. turgenevi*, как и у ранее рассмотренного вида, сверху покрыты яйцевой оболочкой. Но сбрасывается она (по всей вероятности резорбируется) до выхода трохофоры в планктон. Освобождение личинки от яйцевой оболочки дает возможность активного выхода ее из овицеллы.

Личинки *L. turgenevi* красного цвета, слегка вытянуты, размеры их не превышают 55 мк в длину и ширину 40 мк. Иногда они принимают грушевидную форму, особенно когда ползают по дну. Темной орган сравнительно большой, состоит из клеток, окрашенных несколько слабее, чем остальная часть трохофоры. Однако заметить его довольно трудно, как правило, он сливается с остальной частью трохофоры. Личинка снабжена темно-сурими, лентообразно расположенными пятнами. Вокруг отверстия, ведущего внутрь присоски, они образуют кольцо. Присоска хорошо развита и имеет вид широкой вмятины (рис. 8).

Период пребывания личинок в планктоне короткий и длится не более 12 час. При отсутствии подходящего субстрата, каким для них являются водоросли кароллина, а также филофора, планктонная стадия может продолжаться более суток, после чего такие личинки сильно слабеют и чаще гибнут.

Трохофоры *L. turgenevi*, в отличие от *L. pallasiana*, как пока-зали наблюдения, не способны метаморфизировать на любом субстрате, чем объясняется очень узкий ареал обитания этой мшанки.

Осевшая трохофора за сутки заканчивает весь метаморфоз. Весьма своеобразен у *L. turgenevi* процесс формирования анцеструлы. В отличие от *L. pallasiana*, где имеет место равномерное обызвествление цистиды, у этого вида посредине фронтальной стенки формируются довольно широкие пластинчатые шипы. Спустя несколько часов они смыкаются между собой, образуя небольшую пло-

щадку, названную Остроумовым (1886) "ложною плоадкой" (*pseudarea*). Последняя снабжена порами, образованными в результате неполного слияния шипов. Анцеструла вокруг первичного отверстия несет шесть очень длинных шипов (рис. 8), тогда как зоиды имеют четыре шипа. В случае наличия овцелл их остается только два.

Таким образом, осевшая трохофора в процессе метаморфоза проходит стадию, характерную для некоторых представителей подотряда *Anasca*, апертюра которых окружена со всех сторон шипами. Характер формирования фронтальной стенки у анцеструлы *L. turgenewi* несомненно подтверждает гипотезу тех авторов (Hartner, 1926; Voigt, 1939; Silen, 1942), которые полагают, что сплошь обызвестленная фронтальная стенка у части *Ascorphora* возникла как результат срастания шипов.

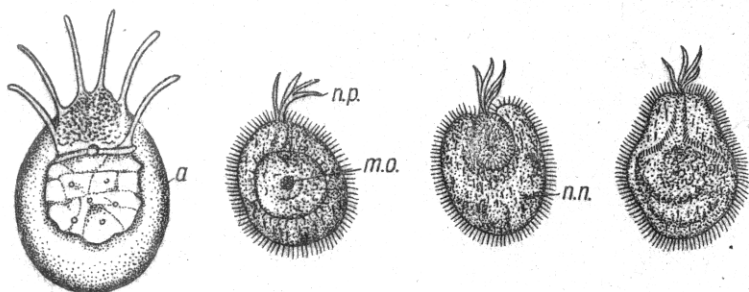


Рис. 8. Трохофора *Lepralia turgenewi* и ее анцеструла (а):

п.р. — пучок ресничек грушевидного органа, т.о. — темной орган, п.п. — пигментные пятна.

На основании изучения биологии размножения *L. turgenewi* можно также полагать, что эволюция отдельных групп мшанок шла путем анаболии, так как только в этом случае имеет место повторение анцестральных признаков взрослых предков в онтогенезе потомков.

Размножение *Scrupocellaria bertholletii* A u d.,
var *capreolus* H e l l e r, 1867

S. bertholletii var. *capreolus*, в отличие от остальных видов черноморских мшанок, — кустистая форма, встречается на живых и отмерших губках. Размножается почти круглый год. В теплые

зимы, даже в январе – декабре, попадают колонии, содержащие в овицеллах развивающиеся личинки.

Весьма краткое описание трохофоры этого вида имеется в работе Остроумова /1886/. Однако, как и при описании личинок других видов мшанок, автор приводит лишь цвет трохофоры и указывает на наличие пигментных пятен. Рисунок трохофоры Остроумов не приводит. Яйца у этой мшанки, подобно ранее описанному виду, развиваются в овицеллах.

Личинка *S. bertholletii* var. *capreolus* по своему строению сильно отличается от трохофор других видов. Последняя ярко-красного цвета, небольших размеров – 60 – 75 мк, овальной формы, с абсорбальной стороны походит на диск. Теменной орган небольшой, состоит из крупных, почти прозрачных клеток, поэтому ясно отграничен от остальной, яркоокрашенной части трохофоры. Особенно четко он виден сбоку в виде небольшой, слегка выпуклой площадки, обрамленной ресничками и кольцом крупных светлых клеток. В центре теменного органа находится небольшая кучка более темных нервных клеток. Трохофора несет три пигментных пятна, от темно-красного до коричневого цвета. Присоска хорошо развита и имеет вид небольшой треугольной вмятины /рис. 9/.

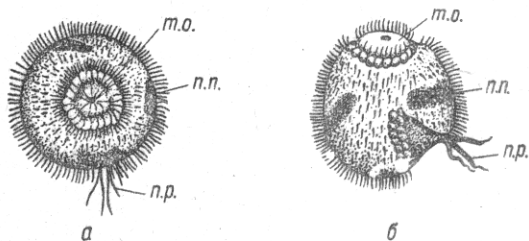


Рис. 9. Трохофора *Scrupscellaria bertholletii*
A и d. var. *capreolus*:

а – вид сверху, б – вид сбоку;
т.о. – теменной орган, п.п. – пигментный орган, п.р. – пучок ресничек грушевидного органа.

Перед оседанием трохофора опускается на дно и начинает ползать, при этом она сильно вытягивается. Прикрепившаяся трохофора

за одни сутки заканчивает весь метаморфоз. Анцеструла ее снабжена увеличенным числом шипов и двумя корневыми нитями, идущими от базальной поверхности.

Размножение *Schizoporella auriculata* (Hassall)

Размножается *Sch. auriculata* круглый год. Особенно массовое формирование яиц наблюдается в феврале – марте, в этот период почти каждый зоид содержит в овицелле развивающийся зародыш. Отмечен случай наличия у зоида двух овицелл (рис. 10).

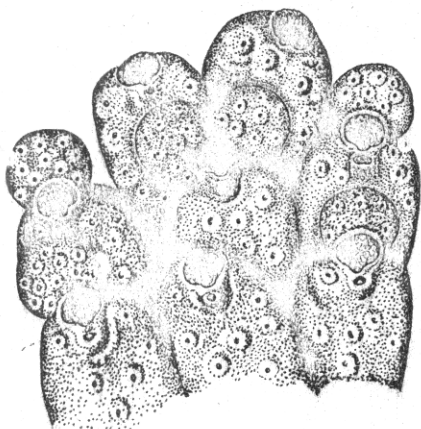


Рис. 10. Колония *Schizoporella auriculata*
с зоидом, снабженным двумя овицеллами.

От момента перехода яйца в овицеллу до полного развития трохофоры проходит не менее десяти суток. Продолжительность развития яиц в овицеллах у мшанок западного побережья Швеции длится около двух недель (Silen, 1944). Яйца у овицеллонесущих мшанок, как показали наблюдения Силена (1944), не способны развиваться во внешней среде. Нам также не удалось получить трохофор из яиц, вынутых из овицелл *Sch. auriculata*, в лучшем случае яйца претерпевали первые стадии дробления.

Силен (1945) предполагает, что гибель яиц во внешней среде происходит от недостатка питательных веществ, которые, они, вероятно, получают, находясь в овицеллах, от фертильных зоидов.

Яйца на первых стадиях дробления ярко-малинового цвета, спустя пять-шесть дней они принимают оранжевый оттенок. Этот же

цвет имеют и трохофоры. В планктон выходит вполне сформированная личинка. Размеры ее 70 – 75 мк. Трохофора Sch. auriculata сплюснута таким образом, что с оральной стороны имеет вид плоского диска. С аборальной, за счет темного органа, она имеет слегка выпуклую форму. Темный орган сравнительно большой, в центре его располагается небольшая группа более интенсивно окрашенных нервных клеток. Трохофора снабжена короной, которая опоясывает ее в виде неширокой каймы. Оральная часть личинки несет довольно длинные реснички грушевидного органа. Рядом находится присоска, которая походит на небольшую бороздку, обрамленную густым рядом мелких ресничек (рис. II).

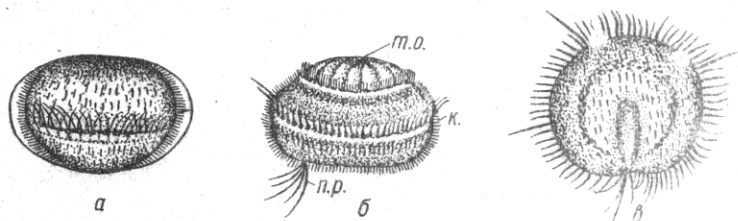


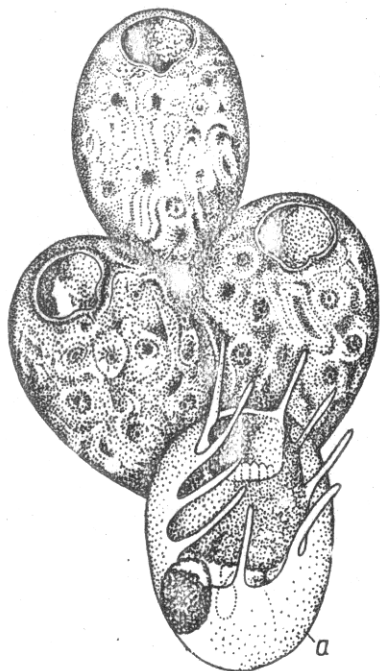
Рис. II. *Schizoporella auriculata*;

а – яйцо перед выходом из овицеллы, б, в – трохофора, вид сбоку и с оральной стороны; т.о. – темный орган, к. – корона, п.р. – пучок ресничек грушевидного органа.

Трохофора Sch. auriculata в отличие от других видов мшанок находится в планктоне очень короткое время. Пелагический период жизни ее длится четыре часа. В случае отсутствия подходящего для оседания субстрата трохофоры могут плавать до трех суток. После выхода из овицеллы они сразу же опускаются на дно и с помощью ресничек грушевидного органа начинают как бы обследовать его, отыскивая подходящее для прикрепления место. Временами они поднимаются в толщу воды, однако не уходят далеко от родительских колоний. Прикрепляются трохофоры оральной стороной, после чего все личиночные органы подвергаются распаду. Личинка принимает вид полупрозрачного мешка, содержащего внутри беспорядочную массу клеток – остаток разрушившихся внутренних органов. Из этих клеток и формируется полипид. Осевшая трохофора на вторые сутки превращается во вполне сформированную особь.

Особое внимание в развитии *Sch. auriculata* привлекает строение ancestrулы. Морфология ее, подобно ancestrуле *L. turgenewi*, резко отличается от последующих зоидов колонии (рис. 12). Примерно половина фронтальной стенки ancestrулы занята апертурой, окруженной девятью очень длинными шипами. Число их всегда постоянно, а поэтому может служить систематическим признаком.

По мнению ряда авторов (Smitt, 1896; Harmer, 1903; Levinsen, 1909), ancestrулы подобного рода можно рассматривать как видоизмененную Tata-форму, представляющую более раннюю родоначальную стадию Cheilostomata.



Другой весьма важной особенностью ancestrулы *Sch. auriculata* является форма первичного отверстия. Проксимальная часть его в отличие от первичного отверстия зоидов лишена синуса. Оперкулюм ancestrулы, подобно мшанкам рода *Membranipora*, переходит в покровную перепонку. Ancestrула дает рост обычным зоидам.

Размножение Bowerbankia gracilis Leidy

Мшанки рода *Bowerbankia* Farre являются сезонными формами. Колонии их в летние месяцы в массе встречаются на различных субстратах. Отмечены они и в обрастаниях. На зиму бовербанкии отмирают, остаются в живых лишь единичные особи. Столоны их, по всей вероятнос-

Рис. 12. Молодая колония *Schizoporella auriculata*:
а - ancestrула.

ти, не гибнут, так как с наступлением тепла наблюдается быстрое восстановление утраченных пол.пидов. Такие колонии сразу же приступают к формированию яиц и усиленному почкованию новых зоидов.

Молодые, вновь образовавшиеся колонии легко можно отличить от старых по сравнительно меньшим размерам зоидов и очень прозрачному цистиду. У перезимовавших колоний зоиды относительно шире, больше, за зиму на них оседает масса детрита, что делает их менее прозрачными.

Размножаются бовербанкии в теплое время года, массовое появление личинок наблюдается в июле - августе, реже сентябре. Исключение составляет глубинная разновидность *B. gracilis*, зоиды которой на зиму не отмирают и в декабре - апреле способны продуцировать яйца.

Яйца бовербанкий оранжевые, что придает колониям в период размножения розоватый цвет. Оплодотворяются они в полости тела зоида, после чего поступают в щупальцевое влагалище, где и проходят дальнейшее развитие. Одновременно в нем находится только одно яйцо, как исключение попадают зоиды, в щупальцевом влагалище которых разгиваются два зародыша. При этом один из них обычно полностью сформированный, тогда как другой находится на первых стадиях дробления.

Подобно другим видам мшанок, у бовербанкий в планктон выходит вполне сформировавшаяся личинка. Сверху она покрыта яйцевой оболочкой, которая разрывается и сбрасывается сразу же после выхода эмбриона из материнского зоида. Описать личинку нам удалось лишь для *B. gracilis*.

Изучением биологии размножения бовербанкий занимался Репяхов (1880). Им описаны два вида трохофор. Однако их видовую принадлежность автор не приводит. Судя по описанию колоний, от которых были получены им трохофоры, он, вероятно, наблюдал развитие *B. gracilis* Leidy и *B. imbricata* (Adams). Автор отмечает, что личинки изученных видов сильно отличаются друг от друга как своей величиной, так и окраской. Других различий между трохофорами бовербанкий Репяхов не приводит.

Трохофоры бовербанкий заметно отличаются от личинок хейлосом. Они удлинённой формы, удивительно напоминают планул гидростомов. Длина их от 180 до 200 мк, ширина 115-120 мк. Темной орган очень маленький, слегка выступает над остальной частью трохофоры. Грушевидный орган располагается несколько выше присоски, о чем можно судить только по характеру клеток (довольно крупных, прозрачных), удлинённые реснички его можно рассмотреть только в профиль. Присоска очень широкая, клетки ее окрашены несколько

слабее, чем остальная часть трохофоры. Дистально от нее располагается скопления пигментных пятен (рис. 13).

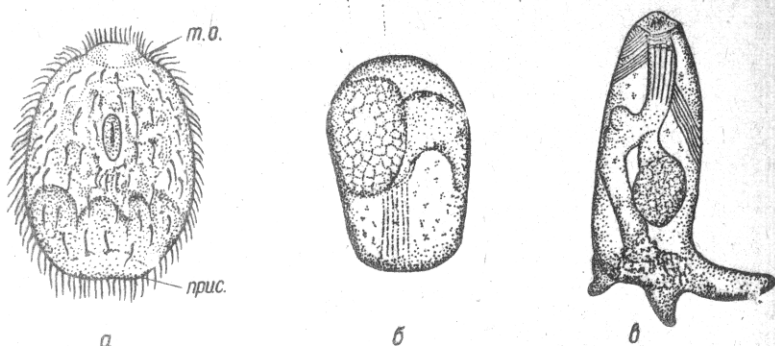


Рис. 13. *Bowerbankia gracilis*:

а - трохофора, б - формирующаяся
анцеструла, в - анцеструла; т.о. - темен-
ной орган, прис. - присоска.

Характер движения трохофор бовербанкий также иной, чем у хейлостом. Находясь в планктоне, они не совершают круговых движений, а очень быстро несутся в толще воды в разном направлении. Планктонный период их жизни длится около суток. Трохофора перед оседанием начинает ползать по субстрату, активно отыскивая для прикрепления мелкошероховатую поверхность. Однако при отсутствии подходящего места они способны оседать на любой субстрат. Дальнейший метаморфоз их, особенно начальный этап формирования анцеструлы, походит на таковой *L. pallasi*, яйца которой, как указывалось выше, также вынашиваются в щупальцевом влагалище. Спустя сутки после оседания образуется молодая особь, которая сразу же дает начало столону. Через месяц вновь образовавшаяся колония приступает к продуцированию яиц.

ВЫВОДЫ

В результате изучения биологии размножения массовых видов иванок достаточно подробно описана биология размножения *Electra pilosa*. Морфология черноморских цифонаутов и их дальнейший метаморфоз сходны с таковыми из плимутских вод.

Прослежено развитие *Leptelia pallasi* Moll.

и *L. pal-*

lasiانا f. bifoliata . Установлено, что трохофоры *f. bifoliata* дают рост зоидам обычной *L. pallasiana* . Колонии *f. bifoliata* формируются только в случае оседания личинок на водоросли или же какие-либо другие, сильно испещренные субстраты. Многочисленные изменения зоидов, которые встречаются у *L. pallasiana* , обусловлены широкой пластичностью вида и его способностью формировать колонии на любом субстрате.

Впервые описана биология размножения *Lepralia turgenewi* (Ostr.), *Scrupocellaria bertholletii* A u d. var. *capreolus*, *Schizoporella auriculata*, *Bowerbankia gracilis*.

Развитие яиц у этих мшанок (кроме *B. gracilis*) происходит в овицеллах. Весь морфогенез личинки заканчивают до выхода во внешнюю среду. В планктон выходят сформировавшиеся трохофоры. У мшанок, яйца которых созревают в щупальцевом влагалище (*B. gracilis*, *L. pallasiana*), хотя и наблюдается ранняя дифференцировка эмбрионов, разрыв и сбрасывание зародышевой оболочки происходит после выхода эмбриона во внешнюю среду.

Размножаются черноморские мшанки почти круглый год, исключая самые холодные месяцы. Массовое появление личинок в планктоне отмечается в весенне-осенний период. Планктонный период жизни трохофор длится от четырех часов до 2 - 3 суток. Продолжительность его определяется тем, как скоро личинки находят необходимый субстрат для дальнейшего метаморфоза. Превращение осевшей личинки в анцеструлу заканчивается на второй-третий день.

У большинства изученных видов мшанок анцеструла имеет строение, сходное со взрослой формой. Анцеструла у *L. turgenewi* в процессе метаморфоза проходит стадию, характерную для мшанок п/отр. *Anasca*, что подтверждает гипотезу тех авторов, которые полагают, что сплошная известковая стенка у части *Ascorphora* возникла как результат срастания шипов.

Морфология анцеструлы *Sch. auriculata* сильно отличается от последующих зоидов колонии и представляет видоизмененную "первоначальную" форму, которую принято рассматривать как более раннюю родоначальную стадию хейлостом.

Л И Т Е Р А Т У Р А

Б р а й к о В.Д. Мшанки Черного моря. - В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 10, 1960.

Морское обрастание и борьба с ним. Воениздат, М., 1957.

О с т р о у м о в А. Опыт исследования мшанок Севастополь-

ской бухты в систематическом и морфологическом отношении. - В кн.: Тр. Об-ва естествоиспыт. при Императорск. казанском ун-те, 16, 2, 1886.

Рейнгад В. Несколько сообщений из истории развития мшанок. - В кн.: Тр. Харьковск. об-ва естествоиспыт., 2, 1875.

Репяхов В.К. К морфологии мшанок. - В кн.: Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт., 6, 2. Одесса, 1880.

Atkins D. The Cyphonautes larvae of the Plymouth area and the metamorphosis of Membranipora membranacea.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34, 3, 1955a.

Atkins D. The ciliary feeding mechanism of the Cyphonautes larva (Polyzoa, Ectoprocta).- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34, 3, 1955b.

Barrois J. Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille, 1877.

Claparede E. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungs-geschichte wirbelloser Thiere, an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig, 1863.

Cook P.L. The development of Electra crustulenta (Pallas) (Polyzoa, Ectoprocta).- Essex Nat., 30 (1960), 1961.

Cook P.L. The early larva development of Membranipora seurati (Canu) and Electra crustulenta (Pallas), Polyzoa.- Cah. Biol. Mar., 3, Cahier 1, 1962.

Cook P.L. The development of Electra monostachys (Busk) and Conopeum reticulum (Linnaeus), Polyzoa, Anasca.- Cah. Biol. Mar., 5, Cahier 4, 1964.

Devèze L. Contribution à l'étude de la nutrition des stades larvaires planctoniques. I. Res. Trav. Sta. Mar. Endoume, Fasc. 8, 1953.

Ehrenberg C.G. Die Infusionsthierchen als Vollkommene Organismen. Leipzig, 1838.

Lohmann H. Eier und sogenannte Cysten der Plankton-Expedition. Anhang: Cyphonautes Ergebn.- Plankton. Exp., 4, 1904.

Lohmann H. Die Cyphonautes der nordischen Meere. Nordisches Plankton, Lief. XIII, Abt. IX, 1911.

Marcus E. Mosdyr (Bryozoa eller Polyzoa).- Danmarks Fauna, Kjøbenhavn, 46, 1940.

Müller J. Über verschiedene Formen von Seethieren.- Arch. Anat. Physiol., 1854.

Ostroumoff A.A. Note sur la métamorphose du Cyphonaute.- Zool. Anz., 8, 1855.

Prouho H. Contribution a l'histoire des Bryozoaires.- Arch. Zool. exp. gener., ser.2, X, 1898.

Ryland J.S. Embryo colour as a diagnostic character in Polyzoa.- Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 13, 1, 1958.

Ryland J.S. Systematic and biological studies on Polyzoa (Bryozoa) from western Norway. Oslo, Sarsia, 14, 1963.

Ryland J.S. The identity of some Cyphonautes larvae (Polyzoa).- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 44(3), 1964.

Schneider A. Zur Entwicklungsgeschichte und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen.- Arch. Micr. Anat., 5, 1869.

Semper C. Sur le Cyphonautes compressus qui n'est qu'une larve de mollusque lamellibranche.- Bull. l'Acad. Roy. d. Belgique, 1857.

Silen L. The main features of the development of the ovum, embryo and oecium in the Ooeciferous Bryozoa Gymnolaemata.- Ark. Zool., XXXVA, 4, 17, 1944.

Thorsen G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates.- Meddelelser fra kommissionen for Danmarks fiskeriog havundersogelser. Ser. Plancton., 4, 1, 1946.

ГРИБКОВОЕ ПОРАЖЕНИЕ ДВУХ ВИДОВ ЧЕРНОМОРСКИХ БАЛАНУСОВ *

И.К.Ржепишевский, Н.Я.Артемух

В литературе описано около 15 видов различных грибов, поражающих морских беспозвоночных, и несколько паразитирующих форм, не идентифицированных до вида. На крабе *Pincotheres pisum* паразитируют *Leptolegnia marina*, *Plectospira dubia* и *Pythium thalassium* (Atkins, 1929, 1954a, 1954b, 1955); на крабе *Callinectes sapidus* встречается *Lagenidium callinectes* (Couch, 1942); на усногих раках описано три вида паразитирующих грибов. Два из них (сапрофитные актиномицеты - *Didymella balani* и *Pharcidia marina*) обнаружены на раковинах рачков: первый - на раковине *Chthamalus stellatus* (Harriot, 1887), второй - на *Balanus balanoides* (Bommer, 1891). Третий вид, относящийся к сапро-

* Рисунки к статье даны в Приложении в конце сборника.