

РОЛЬ СУБСТРАТА В ОСЕДАНИИ ЛИЧИНОК МШАНОК

В.Д. Брайко

Мшанки — широко распространенная группа морских организмов. Они встречаются во всех биоценозах Черного моря вплоть до фазеолинового ила. По наиболее много их в прибрежной зоне, где наряду с мидиями и баянусами они играют значительную роль в обрастании. Поселяются мшанки на самых различных субстратах. Рейнгард [5] находил *Membranipora zostericola* на zostере и цистозире, колонии *M. denticulata* — на дереве и раковинах моллюсков. *Lepralia pallasiana* отмечались им повсеместно на створках мидий, устриц и камнях. С.А. Зернов [1] встречал колонии *Scrupocellaria* на губках, а *Lepralia* — на мидиях. Распределение личинок по отдельным субстратам приводится в работе Остроумова [2]. Однако все исследователи не касались причин, обуславливающих приуроченность мшанок к различным местам обитания. Вместе с тем, как показали исследования Вильсона [15, 16], Найта-Джонса [7], Найта-Джонса и Криспа [8], Шелтема [14] и других, оседание беспозвоночных животных далеко неслучайно. Пройдя планктонный период жизни, они активно отыскивают субстрат для оседания.

Подробным изучением этого вопроса на мшанках занимались Роджик и Кроусдел [9] в районе Woods Hole. Выбор водорослевого субстрата личинками мшанок был экспериментально исследован Релендом [10]. Он установил, что личинки *Flustrellidra hispida*, *Alcyonidium hirsutum*, *A. polyomm* выбирают для оседания те водоросли, на которых они встречаются в природных условиях. Автор [12] собрал значительный полевой материал по оседанию 47 видов мшанок на различных водорослях и пришел к выводу, что субстрат для них служит местом, удерживающим их в определенной зоне.

Изучением влияния экстракта водорослей на оседание личинок мшанок занимались Крисп и Вильямс [67]. Ими установлено, что вытяжка из *Fucus serratus* способствует более интенсивному оседанию *Alcyonidium polyomm* (Hassal). Авторы высказали предположение о наличии у личинок механизмов, способствующих различению субстрата.

Методика исследований. Роль субстрата в оседании мшанок изучалась на личинках *Lepidalia pallasiana* (Moll). Получали их в лабораторных условиях из родительских колоний, содержащих развивающиеся яйца. Для этой цели отбирались мшанки, растущие на створках мидий. Раковины очищались от посторонних обрастаний, тщательно промывались и раскладывались по дну кристаллизатора, который помещался в темное место. На следующий день одна сторона его освещалась, и личинки, обладающие положительным фототаксисом, собирались к источнику света. Личинки отсаживались в чашки Бовари по 10 штук в каждую. Вода для опыта фильтровалась через бумажный фильтр. В качестве субстрата использовались кусочки /15-20 см/ створок мидий, устриц, кардиум, взятые от живых особей, а также створки этих же моллюсков, но давно отмершие, взятые из выбросов моря /гладко отшлифованные/. В контроле створки моллюсков отсутствовали. Чтобы избежать влияние света на характер прикрепления личинок, чашки ставились в темную камеру. Через сутки производился подсчет осевших особей.

Полученные результаты обрабатывались статистически, при этом использовалась формула нормированного отклонения

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}}; \quad S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2} = \sqrt{\frac{\sum x_1(x_1 - \bar{x}_1)^2 + \sum x_2(x_2 - \bar{x}_2)^2}{(n_1 - 1) + (n_2 - 1)}} \cdot \left(\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2} \right)^{1/4} \quad /4/$$

Распределение мшанок в природе в зависимости от субстрата.

Прежде чем перейти к рассмотрению экспериментальных данных по оседанию личинок, необходимо остановиться на распределении взрослых особей в природных условиях.

Результаты обработки полевых сбросов мшанок показывают, что одни виды встречаются лишь на одном-двух субстратах, тогда как другие менее прихотливы в выборе места для оседания и находятся почти повсеместно.

Так *Scrupocellaria* , хотя и встречается на цистозире и филлофоре, но наиболее обычна на губках. Другие мшанки, как видно из табл. 1, на губках не встречаются. Подобный выбор субстрата

Т а б л и ц а 1

Распределение мшанок на различных субстратах

Вид мшанки	Субстрат									
	Створки моллюсков	Губки	Асцидии	Зоостера	Цистозира	Филлофора	Ульва	Каролина	Кодиум	Камни, сваи, дерево, стекло
<i>Membranipora pilosa</i> ...	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>M. denticulata</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>M. zostericola</i>	=	-	-	+	-	-	-	-	+	=
<i>M. monostachys</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepralia pallasiana</i>	+	-	-	=	+	+	+	-	-	-
<i>L. pallasiana</i> f. <i>bifoliata</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>L. turgenevi</i>	-	-	-	-	=	=	-	+	-	-
<i>Schizoporella auriculata</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	=
<i>Scrupocellaria bertholletii</i> var. f. <i>cap-neolus</i>		+	-	-	+	=	-	-	-	-
<i>Bowerbankia gracilis</i> ...	+	-	=	+	-	+	-	-	-	+
<i>B. imbricata</i>	+	-	=	+	-	+	-	-	-	+

+ Постоянно встречаются, = редко встречаются.

обусловлен характером прикрепления *Scrupocellaria* . Эта кустистая мшанка, удерживается на субстрате с помощью корневых нитей, снабженных заостренными зубцами, направленными наружу. Губки, имеющие очень пористую поверхность, служат удобным местом для оседания трохофор. Когда личинки метаморфизируют на другом субстрате, они, вероятно, в массе гибнут, вследствие непрочного прикрепления только что образовавшейся анцеструлы.

Ярко выраженная приуроченность к определенному субстрату наблюдается и у *L. turgenewi*. Эта мшанка поселяется на кароллине - водоросли, которая практически не обрастает, но является излюбленным местом для оседания личинок *L. turgenewi*. Попадает она и на молодых талломах цистозир, еще реже на филофоре.

Кроме описанных видов мшанок, приуроченность к одному субстрату свойственна *M. zostericola*. Колонии ее наиболее часты на zostере.

Личинки представителей рода *Schizoporella* в виде отдельных, очень мелких сосочков часто формируются на асцидиях */A. adspersa /*. Подобный выбор субстрата, возможно, связан с тем, что на асцидиях помимо удобной поверхности для прикрепления /туника их очень шероховатая/, мшанки защищены от заиливания и зарастания другими видами. Не менее обычна *Schizoporella* и на створках моллюсков, где образует небольшие плоские колонии не более 1 см в диаметре. Такие зоарии часто гибнут от зарастания их *Lepralia pallasiana*, имеющей более крупные зооиды и быстрый темп роста. Другие виды, например *Lepralia pallasiana*, *M. denticulata*, *M. pilosa*, представители рода *Bowerbankia*, встречаются на самых различных субстратах. Личинки их, закончив метаморфоз, вероятно, способны прикрепляться к любой поверхности, поскольку взрослые особи встречаются в самых различных биотопах.

Оседание *Lepralia pallasiana* в эксперименте. Яйца *L. pallasiana*, находясь еще в щупальцевом влагалище, подвергаются дифференцировке. Ранний морфогенез их приводит к тому, что личинка выходит во внешнюю среду почти полностью сформированная. Поэтому период планктонной жизни ее короткий и при температуре воды 17-23°C длится не более 12 ч, т.е. время, в течение которого личинка заканчивает метаморфоз. Однако в эксперименте они иногда плавали от 12 ч до 3 суток. При этом удлинение личиночной стадии не было связано с задержкой формирования личинки. Морфология этих особей не отличалась от тех, личиночная стадия которых длилась менее 12 ч. Сроки нахождения личинок в планктоне определяются тем, как скоро они найдут подходящее место для прикрепления. Чем быстрее трохофора отыскивает соответствующий субстрат, тем короче ее планктонный период жизни.

Перед оседанием личинка все чаще опускается на дно, скользя

по нему чувствительными ресничками железистого органа. Временами она задерживается в каком-либо месте. Ползая по дну, трохофора слегка вытягивается. Поднимаясь затем в толщу воды она принимает различную форму, но чаще такие личинки похожи на запяту. Осевшая особь с помощью присоски плотно прикрепляется к какой-либо поверхности и претерпевает дальнейший метаморфоз.

Для изучения оседания личинок первоначально использовались два совершенно различных субстрата: створки мидий и стекло. Результаты эксперимента показали, что трохофоры прикреплялись, в основном, к раковинам моллюсков. На стекле, лишь в отдельных опытах, встречались единичные экземпляры метаморфизировавших особей. Различия в оседании трохофор на стекло и створки раковин оказались значительно выше границ требуемой значимости / $t = 9,34$ /, что подтверждает наличие у них избирательной способности. Личинки активно отыскивали для прикрепления более шероховатые поверхности. Оседали они в самых укромных местах. Если на створках, взятых в качестве субстрата, оказывалась выемка, зазубренный край, надлом, метаморфоз трохофор, как правило, заканчивался здесь.

В контроле планктонный период жизни личинок растягивался до трех суток, после чего они становились вялыми и чаще погибали. Некоторые из них, проплавав двое-трое суток, прикреплялись к стенкам чашки, но дальнейшее развитие их шло слабо. На таких особях обычно поселялась масса бактерий, которые не давали им возможности превратиться в анцеструлу. Подобные явления было замечено Найт-Джонсом [7] у личинок *Spirobrbis borealis*. Им установлено, что удлинение планктонной стадии сокращало скорость их оседания, и некоторые особи не были в состоянии прикрепиться вследствие слабости. Подобным образом ведут себя и личинки *Orphelia bicornis* [15, 16].

Как показали наши исследования, личинки *L. pallasiana* при отсутствии подходящего субстрата способны осесть на любую поверхность. Это подтверждается и данными полевых наблюдений. Стекланные пластинки, вывешенные в море, довольно интенсивно заселяются *L. pallasiana*, особенно в период ее массового размножения. Возможно, в данном случае в естественных условиях, как и в эксперименте, на стекло оседают трохофоры с несколько затянувшимся планктонным периодом, не нашедшие иного субстрата.

Чтобы выяснить значение механических свойств поверхности для

оседания *L. pallasiana* были поставлены опыты, где в качестве субстрата, наряду с относительно гладкими створками мидий, использовались ребристые створки кардиум и бугорчатые - устриц.

Результаты наблюдений показали, что створки кардиум, имея более шероховатую поверхность по сравнению с мидиями оказались наиболее подходящим субстратом для трохофор. Различия в их оседании на створках этих моллюсков оказались значительно выше границ требуемой значимости /табл. 2/. Личинки прикреплялись в замковой части створки и в углублениях между отдельными ребрами раковины.

Т а б л и ц а 2

Результаты статистической обработки материалов
по оседанию трохофор *L. pallasiana* на различных субстратах

Субстрат	n	X	$S_{x_1-x_2}$	t	$P_{0,01}$
Створки мидий	11	7,5	0,76	9,34	3,1
Стекло	11	0,4	-	-	-
Створки мидий	12	2,33	0,45	8,24	3,0
Створки кардиум	13	6,6			
Створки мидий	20	0,75	0,77	7,6	2,8
Створки устриц	20	6,6	-	-	-

Опыты, где в качестве субстрата наряду со створками мидий были взяты створки устриц, показали наличие у личинок мшанок избирательной способности. Большинство их осело на устрицах, которые, как и кардиум, имеют более шероховатую поверхность по сравнению с мидиями. Прикреплялись они в тех местах раковины, где имелся изгиб, трещина или обломанный край. Если попадались створки, изъеденные губкой клионой *Cliona intestinalis* /, личинки оседали в углублениях, оставленных ею.

Подобные результаты были получены Релендом [10] на четырех видах мшанок: *Alcyonidium hirsutum*, *A. polyomm*, *Flustrellidra hispida*, *Celleporella hyalina*.

Автор установил, что максимум в оседании личинок этих видов

приходился на вогнутую поверхность водорослей, *Palvetia* и *Gigartina*, которые использовались в опыте в качестве субстрата. На выпуклой стороне число прикрепившихся особей было заметно меньше. Однако личинки указанных видов, как и в наших опытах с *L.pallasiana*, отыскивали для прикрепления шероховатости или трещинки.

Таким образом, трохофоры *L.pallasiana*, вероятно, с помощью ресничек железистого органа способны различать механические свойства субстрата, выбирая для оседания шероховатую поверхность. Выделяемый присоской секрет заполняет микротрещинки, что способствует более плотному прикреплению личинок. При отсутствии подходящей поверхности для прикрепления, трохофоры способны метаморфизировать в любом месте. Способностью личинок *L.pallasiana* заселять различный субстрат объясняется широкое расселение этого вида. Интересно отметить, что оседания личинок на створки моллюсков, взятых из выбросов моря, почти не наблюдалось и лишь в отдельных опытах к таким створкам прикреплялись единичные особи.

Одновременно с выяснением роли субстрата в оседании личинок весьма важно было выяснить также их реакции на свет. Наблюдения над трохофорами *L.pallasiana* дали возможность выявить у них совершенно четкую реакцию на свет. Опыты проводились летом при температуре воды 20-22°C. В этих условиях более 90% из имевшихся трохофор прикреплялось к освещенной стороне кристаллизатора /табл. 3/.

Т а б л и ц а 3

Оседание трохофор *L. pallasiana* в зависимости от освещенности поверхности

Сторона кристаллизатора	Количество осевших особей, экз.						Итого
Затененная..	5	2	6	15	0	3	31
Освещенная..	22	74	105	141	32	50	424

Интересно заметить, что реакция личинок *L. pallasiana* на свет настолько велика, что подавляет их способность выбирать субстрат: они оседают на освещенной стороне независимо от его характера.

Наличие у личинок положительного фототаксиса ранее было замечено Релендом [13]. В результате экспериментальных наблюдений над личинками *Cryptosula pallasiana* он установил, что таксис их в течение планктонного периода может изменяться. Часть личинок, обладающих положительной реакцией на свет, может изменять ее на отрицательную. Причем, с повышением температуры воды процент таких личинок увеличивается и при 25°C достигает максимальной величины - 31%. В более ранней работе автор [11] детально разобрал влияние света на поведение личинок мшанок.

Наши наблюдения показывают, что реакция личинок мшанок на свет значительно зависит также от того, при какой температуре содержались родительские колонии, от которых были получены личинки для эксперимента.

Замечено, что реакция личинок на свет может меняться по сезонам года. Так, в зимне-весенние месяцы колонии *L. pallasiana* находились на освещенной стороне пластинки, висевшей в море. Летом различия в оседании личинок на обеих сторонах пластинки становились незаметными.

Не менее интересно было выяснить, существует ли у личинок мшанок тяготение к особям своего вида, наблюдающееся у некоторых других представителей бентических животных [7, 8]. Так, Найт-Джонс и Крип [3], занимаясь изучением "стадности" усоногих раков, нашли, что присутствие или следы ранее осевших индивидуумов индуцирует оседание личинок.

В наших опытах в качестве субстрата, наряду с чистыми створками, использовались раковинки, на которых находились зоиды *L. pallasiana*. Различия в оседании трохофор на этих субстратах не наблюдалось. Надо отметить, что личинки мшанок индифферентны к особям своего вида, что можно объяснить своеобразной биологией этой группы животных.

Оседание личинок в непосредственной близости от особей родительского вида является, вероятно, приспособлением, выработанным в процессе эволюции одиночными бентическими животными, особенно характерным для видов с перекрестным оплодотворением. Для них совместное поселение - необходимое условие для воспроизводства потомства. Не менее важно совместное поселение и для тех прикрепленных форм, яйца которых оплодотворяются во внешней среде, но в этом случае оно может быть выражено слабее.

Иначе обстоит дело у мшанок. Прежде всего, это колониальные животные. Одиночная стадия у них длится не более двух суток. У некоторых видов *M. membranacea* / осевшая особь сразу же дает рост двум анцеструлам. Оплодотворение яиц у мшанок происходит внутри зооидов. Все это свидетельствует о том, что у большинства мшанок нет необходимости в совместном поселении. Более того, при очень близком расположении колоний они начинают угнетать рост друг друга, особенно если поселяются на ограниченном пространстве.

Л и т е р а т у р а

1. Зернов С.А. - Зап.Импер.Акад. наук, 1913, 32, 1.
2. Остроумов А. - Тр. Об-ва естествоисп. при Импер.казан.ун-те, 1886, 16, в. 2.
3. Рейнгард В. - Тр. Об-ва испыт.природы при Импер.харьк.ун-те, 1875, 2.
4. Рокитский Р.Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Изд-во Белорусского госуниверситета, Минск, 1961.
5. Atkins D.S. - J.Mar. Biol. Ass. U.K., 1955, 34, 3.
6. Crisp D.J. a. Williams J.S. - Nature, 1960, 188, 4756.
7. Knight=Jones E.W. - J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1953, 32, 2.
8. Knight=Jones E.W. a. Crisp D.J. - Nature, 1953, 171, 4364.
9. Rogick M.D. a. Croasdale H. - Biol.Bull.Wood's Hole, 1949, 96, 1.
10. Ryland J.S. - J. Exp. Biol. 1959, 36, 4.
11. Ryland J.S. - J. Exp. Biol., 1960, 37, 4.
12. Ryland J.S. - J. Anim. Ecol., 1962, 31, 2.
13. Ryland J.S. - Sarsia, 1962, 6.
14. Scheltema R. - Biol. Bull., Wood's Hole, 1961, 120, 1.
15. Wilson D.P. - Ann. Inst. Oceanogr., 1952, 27, f. 2.
16. Wilson D.P. - J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1953, 31, 2.