

### Глава 3. ЗАВИСИМОСТЬ ДЕТЕКАЦИИ, РОСТА И ДЫХАНИЯ МШАНКИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Для выяснения функциональной роли пресноводных мшанок в экосистемах необходимо изучение важнейших процессов их жизненного цикла. Как уже отмечалось, количественные закономерности основных биологических функций, таких, как питание, рост, дыхание, размножение филактолем и их связь с экологическими факторами до сих пор абсолютно не изучены.

В рамках актуального подхода в последнее время наиболее адекватно о потоке вещества и энергии и о роли организмов в водоеме можно судить на основе одновременно и параллельно полученных характеристик сторон жизнедеятельности животных.

В связи с тем, что температура является одним из важнейших факторов, определяющих процесс жизнедеятельности мшанки в водоеме-охладителе, основное внимание было уделено ее влиянию на биологические функции *P. fungosa*. Количественная оценка важнейших биологических показателей мшанки проводилась как на уровне индивида (модуля), так и на уровне колонии. Ввиду большой изменчивости модулярный рост мшанки изучали в связи с двумя факторами — температурными и трофическими условиями обитания.

#### 3.1. Состав пищи и фотосинтетическая активность фекальных пеллет мшанки

Сведения о составе пищи морских и пресноводных мшанок — нечисленны. Davenport (1904) и Hurrell (1927) сообщили, что пища мшанки состоит из диатомов, бриозой — диатомей и другие одноклеточные. Jonasson утверждает, что фитопланктон составляет основную пищу

плумателлид. Согласно Ryland (1970) мшанки питаются бактериями, десмидиевыми, диатомовыми, флагаеллятами, коловратками и мелкими ракообразными, однако Kaminski (1984) питание мшанок планктонными ракообразными не подтвердил. Bushnell (1974) сообщает, что состав пищи мшанок зависит от состава sestona. Наннопланктон — основной пищевой компонент Bryozoa, другие планктонные организмы и аморфный детрит заглатываются ими реже.

Виды пищи могут избираться по величине, форме, весу и вкусу. Величина потребляемых мшанкой организмов зависит от ротового отверстия зооида. По данным Bushnell (1974) *P. repens* глотает самые большие водоросли размером 5–15 мкм, а также коловраток.

*P. fruticosa* и *C. mucedo* глотает частицы размером меньше 7 мкм.

Большое значение для питания мшанок имеет форма пищи. Бриозои из польского озера Б.Майч охотно потребляли водоросли круглой формы, преобладавшие в фитопланктоне *Dinobryon*, реже продолговатые клетки диатомей, нитчатые или водоросли с неровными краями (Kaminski, 1984). Jebram, Rummert (1978) показали, что объекты с крепким скелетом не могут быть существенным компонентом питания морских мшанок.

Другие авторы подчеркивают важность веса частиц. Bryozoa не ест тяжелые, а заглатывают легкие частицы. Gilmour (1978) утверждает, что мшанки рода *Plumatella* способны отделять водорослей от частиц нейтрального сефедекса, который тяжелее водорослей. В этом процессе участвуют реснички эпистомы и глубоководные реснички на купальнях лофофора.

Jebram (1974) изучал два вида морских бриозой и обнаружил, что вкус пищи может играть важную роль в процессе селективного питания. Подобное явление известно для каланоид, копепод и роти-форм. Возможно, вкусовая избирательность присуща и пресноводным

мшанкам.

Общеизвестно, что скорость течения определяет морфологию колоний мшанок, которая формируется опосредованно в результате пищевой конкуренции зооидов и уровня их пищевой активности.

Winston (1979) обнаружила для 24 видов морских мшанок пространенность внутриколониального течения, применяемого зооидами для перехватывания пищи: в высокоподвижной воде колонии стараются замедлить водный поток и перевести его в турбулентный, в спокойной воде стремятся к возрастанию турбулентности. У корковых морских мшанок колониальное течение организуется в виде системы выводных водотоков. Пассивная фильтрация отдельными полипидами встречается у мшанок редко. Скорость течения влияет на пищевую активность в зависимости от размеров колонии. Okamura (1984) получил у мелких колоний (2 см) *Bugula stolonifera* снижение пищевой активности при усилении скорости потока с 2 до 10 см/с, у больших колоний (12 см) снижения не произошло. В случае значительного повышения скорости потока (12 см/с) большие колонии также снизили пищевую активность (Okamura, 1985).

Okamura (1987) показал, что более мелкие мшанки *B. stolonifera* в медленном потоке со скоростью 1-2 см/с поглощают средние частицы, из быстрого (10-12 см/с) — более крупные. Более крупные зооиды *B. neritina* из медленного потока выбирают крупные частицы, из быстрого — мелкие. Автор предполагает, что у первого переключения скорости потока подключает механизм улавливания ресничным механизмом улавливает мелкие частицы, щупальцевым механизмом — крупные. Возможно, такое переключение произойдет и у 2-го переключения, если еще повысить скорость потока или предложить более крупные частицы.

Best, Thorpe (1986 a) выявили зависимость скорости пищева-

го тона воды от концентрации пищи, которую описали уравнением  $y = a + b \ln x$  для 6 видов морских мшанок при кормлении их водорослями *Tetraselmis suecica* (1-100 кл/мл). При постоянной концентрации пищи скорость пищевого тона тесно коррелировала с высотой лофофора и менее тесно с числом щупалец. Таким образом, успех пищевой конкуренции обеспечивает более высокий лофофор. Очевидно, чем лучше пищевые условия колонии, тем интенсивнее ее рост.

В водоеме-охладителе Березовской ГРЭС состав пищи мшанки в основном определяется составом сестона, в котором доминируют синие-зеленые водоросли (табл. 4). *Aphanisomenon flos-aquae* в холодном канале составляет по численности 6,83%, по биомассе 19,7% (10,63 мг/л), в то же время в теплом канале — 30,1%, по биомассе 24,3% (9,28 мг/л). *Anabaenopsis raciborskii* доминирует в обоих каналах и в фекалиях мшанок — в холодном канале численность в пробе 80%, биомасса 19% (53,9 мг/л), в теплом соответственно 60%, 18,54% по биомассе (48,5 мг/л) и в фекалиях 100%, 51% по биомассе (0,047 мг/л). Общее содержание синие-зеленых водорослей в % по численности в холодном, теплом каналах и в фекалиях составляет соответственно 98%, 97,9% и 94,47%. Следует отметить, что при большой численности синие-зеленых в фекальных массах биомасса их составляет 52,4%, то есть, вероятно, мшанки поедают нити меньших размеров, чем средняя длина *A. racibors-*, равная 192,5 x 3,5 мкм. Значительную долю по биомассе в фекалиях составляют диатомеи *Cyclotella comta* и *Melosira* — при небольшой их доле в обоих каналах. Вероятно, для мшанки характерна некоторая избирательность в питании. Таким образом, в системе водоема-охладителя мшанка потребляет и разрушает в фитопланктоне синие-зеленые водоросли.

Таблица 4

Виды водорослей в фитопланктоне водоема-охладителя и в фекальных массах *P. fungosa*

фекальных массы *P. fungosa*

| № п/п            | Виды водорослей                 | класс          | Холодный канал |           |       |           | Теплый канал |           |       |           | Секанки |           |        |           |
|------------------|---------------------------------|----------------|----------------|-----------|-------|-----------|--------------|-----------|-------|-----------|---------|-----------|--------|-----------|
|                  |                                 |                | млн            | % в пробе | млн   | % в пробе | млн          | % в пробе | млн   | % в пробе | млн     | % в пробе | млн    | % в пробе |
| 1                | 2                               | 3              | 4              | 5         | 6     | 7         | 8            | 9         | 10    | 11        | 12      | 13        | 14     | 15        |
| 1.               | <i>Aphanisomenon flos-aquae</i> |                | 54.32          | 6.83      | 10.63 | 29.70     | 309.45       | 30.10     | 9.28  | 24.30     |         |           |        |           |
| 2.               | <i>Anabaenopsis raciborskii</i> |                | 635.75         | 79.97     | 19.07 | 53.90     | 618.04       | 60.10     | 18.54 | 48.50     | 1.48    | 89.30     | 0.047  | 51.00     |
| 3.               | <i>Oscillatoria limnetica</i>   |                | 99.17          | 11.22     | 1.78  | 4.98      | 79.15        | 7.70      | 1.58  | 4.10      | 0.036   | 2.15      | 0.0007 | 0.80      |
| 4.               | <i>Gloeocapsa minuta</i>        |                |                |           |       |           |              |           |       |           | 0.005   | 3.02      | 0.0006 | 0.60      |
| Сумма для класса |                                 |                | 779.24         | 38.02     | 31.48 | 88.58     | 106.64       | 97.90     | 29.40 | 76.90     | 1.52    | 94.47     | 0.048  | 52.40     |
| 5.               | <i>Scenedesmus quadricauda</i>  | ПРОТОКОК-КОРНЕ | 0.59           | 0.075     | 0.15  | 0.43      | 0.43         | 0.042     | 0.11  | 0.29      | 0.63    | 0.003     | 0.003  | 8.70      |
| 6.               | <i>Cyclotella comta</i>         |                |                |           |       |           | 0.43         | 0.042     | 0.17  | 0.44      | 0.011   | 0.08      | 0.011  | 12.00     |
| 7.               | <i>Melosira</i>                 | ДИАТОМЕ        | 6.52           | 0.82      | 3.20  | 8.93      | 13.84        | 1.35      | 6.55  | 17.11     | 0.022   | 0.65      | 0.011  | 12.00     |

Продолжение табл. 4

| И                | 2 | 1      | 3     | 4     | 5     | 6       | 7     | 8     | 9     | 10    | 11    | 12    | 13    | 14    | 15 |
|------------------|---|--------|-------|-------|-------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|
| Сумма для класса |   |        | 6.52  | 0.82  | 3.20  | 8.93    | 14.27 | 1.39  | 6.72  | 17.55 | 0.033 | 1.33  | 0.022 | 24.00 |    |
| Сумма дминантов  |   | 786.35 | 98.91 | 40.56 | 97.94 | 1021.94 | 99.33 | 36.23 | 94.74 | 1.58  | 97.68 | 0.078 | 85.10 |       |    |

х - определение видов выполнено сотр. ЛЭБ БГУ Г.А.Макаревич

фекалии, прошедшие через кишечник мшанки, окрашены в ярко-зеленый цвет. С целью определения фотосинтеза, дыхания и содержания хлорофилла в водорослях, включенных в фекалии, указанные параметры были определены в воде из теплого канала водоема-охладителя (1 – канальная вода), в освещенной мшанкой площадью  $2000 \text{ см}^2$  в течение 5 часов канальной воде объемом 3 л с фекалиями (2) и в освещенной канальной воде без фекалий (3). По разнице (2) и (3) были получены те же параметры для фекалий мшанки (рис. 17). Выявлено, что водоросли, прошедшие через кишечный тракт мшанки и упакованные ею в фекальную пеллету, фотосинтезируют и имеют довольно высокое содержание хлорофилла "а".

С целью определения динамики фотосинтеза, дыхания, содержания сухого вещества и хлорофилла "а" в фекалиях мшанки во времени, в сосуд объемом 10 л с отстойной водопроводной водой были помещены свежесметанные колонией фекалии с концентрации 28 000 экз/л. Сосуд со сгущенными фекалиями содержался в естественных условиях водоема-охладителя в летний сезон в течение 100 часов. Как видно из рис. 18, уменьшение численности фекалий говорит о быстром разрушении фекальных комков, а возрастание процессов фотосинтеза и дыхания на 40-м часу опыта, а также высокое содержание хлорофилла "а" на протяжении опыта свидетельствуют о том, что мшанки поставляют для переработки детритофагам высокоактивное непереваренное вещество сине-зеленых водорослей. Подобное явление наблюдали Гутельмахер, Симонян (1986) в опыте с фекалиями *Cladocera* из озера Севан.

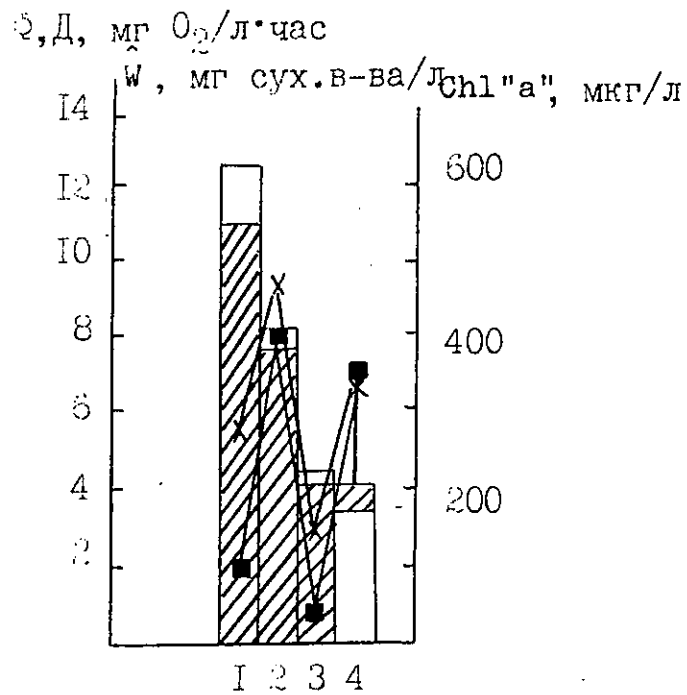


Рис. 17. Фотосинтез (P, мг O<sub>2</sub>/л·час), дыхание (D, мг O<sub>2</sub>/л·час), содержание хлорофилла "а" (мкг/л) и сухого вещества ( $\hat{W}$ , мг/л) в опыте с осаждением мшанкой взвеси из теплого канала

I – канальная вода

2 – осветленная мшанкой канальная вода с фекалиями

3 – осветленная мшанкой канальная вода без фека

4 – фекалии

▨ – фотосинтез (P, мг O<sub>2</sub>/л·час)

□ – дыхание (D, мг O<sub>2</sub>/л·час)

■ – содержание хлорофилла "а" (мкг/л)

× – содержание сухого вещества ( $\hat{W}$ , мг/л)



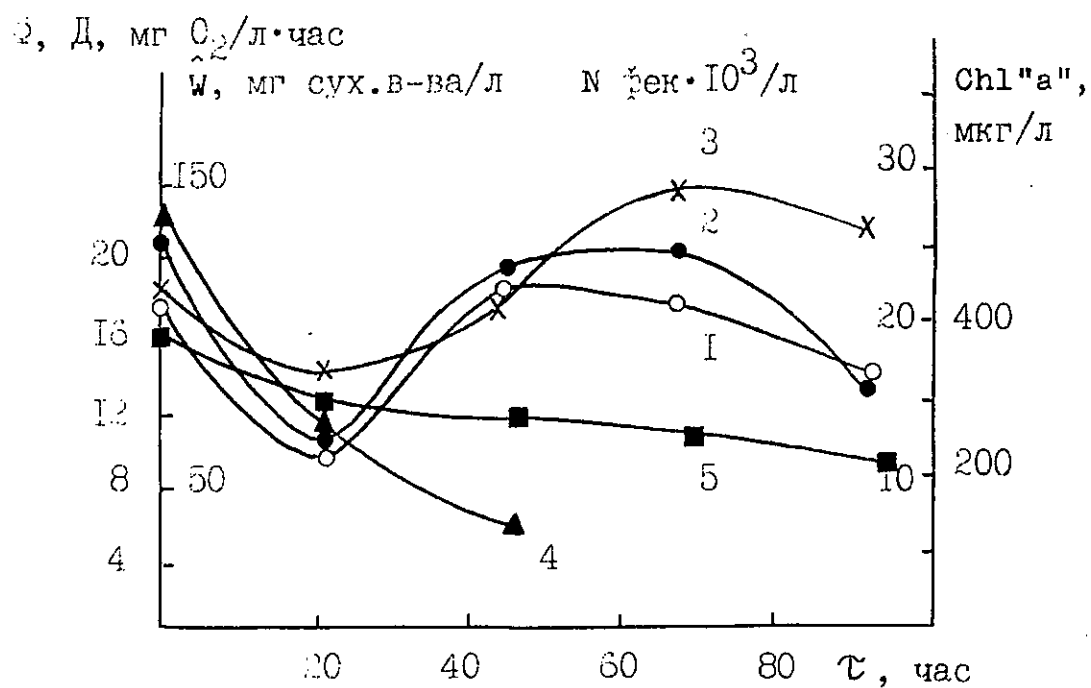


Рис. 18. Динамика фотосинтеза (1), дыхания (2), содержания сухого вещества (3), количества фекалий (4) и хлорофилла "а" (5) в опыте с концентрированными фекалиями мшанок из водоема-охладителя

### 3.2. Температурная зависимость дефекации

Количественных данных по питанию мшанок крайне мало. Wallace, Starkweather (1985) наряду со скоростью фильтрации сидячих коловраток определили таковую у мшанок р. *Plumatella*, не идентифицировав, однако, вид. Скорость фильтрации бризой при кормлении дрожжами *Rhodotorula glutinis* составила 816.3 мкл/полипид·час, при питании водорослями *Chlamydomonas reinhardtii* (10 кл/мл) составила 890.2. Скорость фильтрации *L. carteri* по Bishop, Bahr (1973) значительно колебалась — от 1000 до 6000 мкл/полипид·час. Приведенные немногочисленные данные не отражают количественных закономерностей питания мшанок, а зависимость этого процесса от факторов среды до сих пор не изучена, чем и вызвана необходимость специального исследования.

В связи с тем, что клетки сине-зеленых водорослей образуют длинные нити, которые могут приходить мимо фильтрационного аппарата и отбрасываться щупальцами до тех пор, пока не будут соригенированы наилучшим образом для попадания в глотку мшанки, по нашему мнению, определение скорости фильтрации по разнице между начальной и конечной концентрации пищевых частиц в единицу времени будет не корректным. Прежде чем сине-зеленые нити попадут в пищевое отверстие эсоду мшанки придется прогнать через фильтрационный аппарат определенный "холостой" объем воды. Учитывая изложенное, мы производили оценку седиментационной способности мшанки как биофильтра, осаждающего взвешенное органическое вещество в водоеме-охладителе, по скорости образования фекальных пеллет в единицу времени. Определение скорости дефекации коло-враток мшанки производили в градиенте температур 15° - 20° - 25° - 30° - 33° - 35°, при которых животные обитают в водоеме-охладите-

ле в течение года.

Если у унитарных организмов связь между массой тела и количеством потребляемой пищи описывается степенной зависимостью вида  $y = ax^b$ , то у модулярных организмов, не имеющих запрограммированного старения, аналогичную связь можно описать линейной зависимостью. По усредненным эмпирическим данным, представленным на рис. 19, рассчитаны уравнения № 16-21 вида  $y = a + bx$  связи скорости дефекации колонии с числом зооидов в колонии мшанки в градиенте температур. Параметры уравнений № 16-21 и статистические показатели представлены в таблице 5. По эмпирическим данным на рис. 19 сделаны пересчеты с учетом средней сухой массы фекалия и зооида для перехода к весовым соотношениям (рис. 20), по которым рассчитаны уравнения № 22-27 линейной связи между массой колонии и массой выделенных ею фекалий. Параметры уравнений № 22-27 и статистические показатели представлены в таблице 6.

Поскольку зооид мшанки, как уже отмечалось, является функциональной единицей интегрального организма колонии, мы изучали скорость дефекации на двух взаимодействующих уровнях — уровне колонии и уровне зооида. В связи с этим по эмпирическим данным были сделаны пересчеты на зооид. По полученным данным, представленным на рис. 21, рассчитаны уравнения № 28-33 линейного вида суммарного накопления фекалий зооидом мшанки за период 6 часов в градиенте температур. Параметры уравнений № 28-33 и статистические показатели представлены в таблице 7. Полученные зависимости на уровне зооида и интегрального организма являются основой для дальнейших расчетов баланса энергии колонии мшанки.

Температурную зависимость скорости дефекации у мшанки оценили на уровне зооида (рис. 22). Температурная зависимость скорости дефекации зооидом мшанки в градиенте температур 15-33° опи-

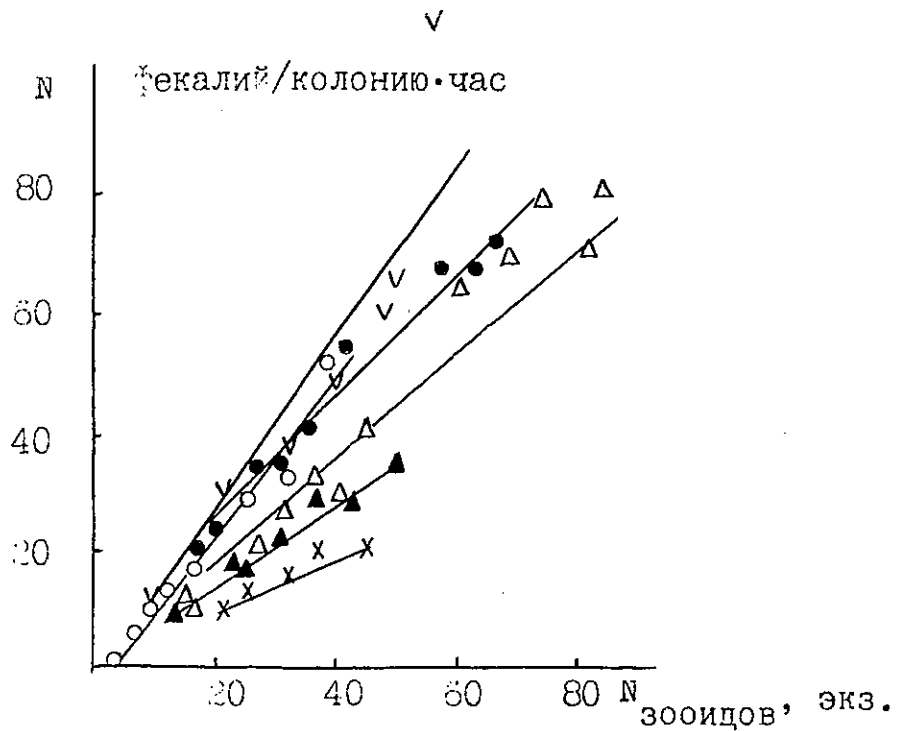


Рис.19. Скорость дефекации ( $N$  фекалий/колонию·час) колонии мшанки *P.fungosa* в градиенте температур

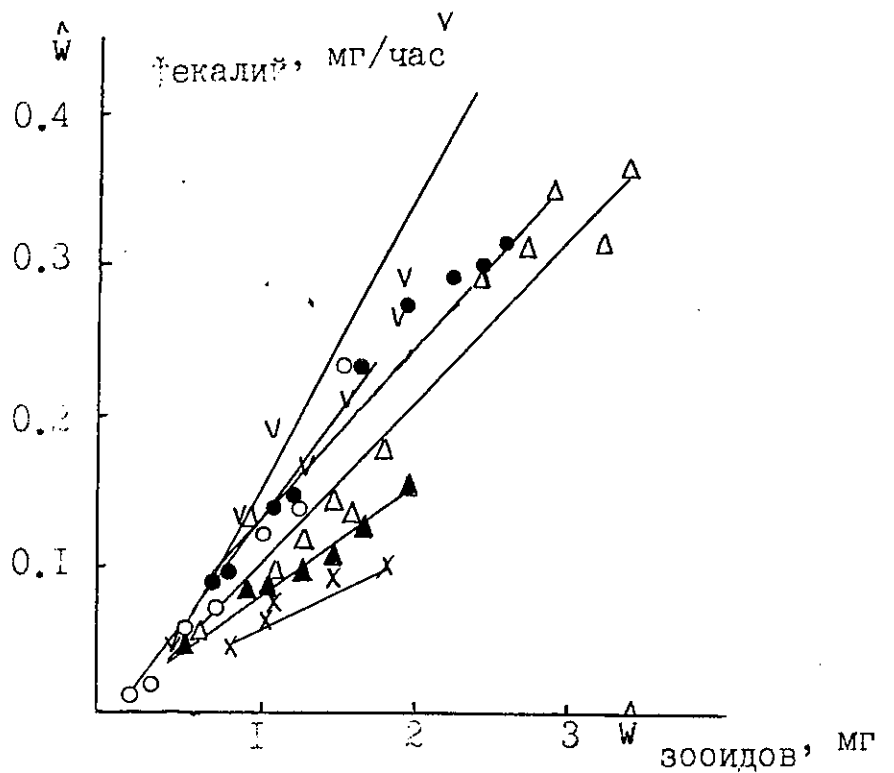


Рис.20. Связь массы фекалий ( $\hat{W}$  фекалий, мг/час) с массой производящих их зооидов в градиенте температур

x - 15°    ▲ - 20°    ● - 30°    Δ - 25°    v - 33°    ○ - 35°

Таблица 5

Параметры и статистические показатели к уравнениям № 16-21 вида  $y = a + bx$  зависимости скорости дефекации колонии ( $N$  фек/час·колония) от числа зооидов ( $N$  зооидов) в колонии мшанки в градиенте температур

| $t$<br>$^{\circ}C$ | $N$<br>ур-я | $N \pm \sigma$<br>фек/час | $a$   | $b$   | $S_y$ | $c.v.$ | $r$  | Количество<br>операций |
|--------------------|-------------|---------------------------|-------|-------|-------|--------|------|------------------------|
| 15                 | 16          | $14.88 \pm 4.20$          | 1.72  | 0.41  | 1.88  | 23.2   | 0.94 | 66                     |
| 20                 | 17          | $22.04 \pm 7.65$          | 3.03  | 0.60  | 2.89  | 34.7   | 0.93 | 60                     |
| 25                 | 18          | $44.63 \pm 23.57$         | -1.5  | 60.93 | 6.60  | 52.8   | 0.97 | 80                     |
| 30                 | 19          | $45.17 \pm 19.19$         | 3.25  | 1.01  | 6.40  | 42.5   | 0.98 | 65                     |
| 33                 | 20          | $47.94 \pm 28.13$         | -9.21 | 1.50  | 9.95  | 53.7   | 0.90 | 74                     |
| 35                 | 21          | $20.34 \pm 17.20$         | -4.52 | 1.27  | 6.50  | 84.6   | 0.98 | 52                     |

Таблица 6

Математические и статистические показатели и уравнения № 22-27 вида  $y = a + bx$  зависимости сухой массы фекалий ( $\bar{y}$ , мг/час) от сухой массы зооидов в колонии мшанки ( $\bar{x}$ , мг) в градиенте температур

| $t$<br>°C | $\bar{x}$<br>мг/час | $\bar{y}$<br>мг/час | $a$     | $b$   | $S_y$  | c.v. | $r$  | Количество<br>операций |
|-----------|---------------------|---------------------|---------|-------|--------|------|------|------------------------|
| 15        | 22                  | $0.067 \pm 0.019$   | 0.0073  | 0.045 | 0.0085 | 29.2 | 0.94 | 66                     |
| 20        | 23                  | $0.099 \pm 0.034$   | 0.014   | 0.066 | 0.013  | 34.7 | 0.98 | 60                     |
| 25        | 24                  | $0.200 \pm 0.11$    | -0.0071 | 0.100 | 0.031  | 52.8 | 0.97 | 30                     |
| 30        | 25                  | $0.200 \pm 0.09$    | 0.15    | 0.11  | 0.029  | 42.5 | 0.98 | 65                     |
| 33        | 26                  | $0.220 \pm 0.13$    | -0.042  | 0.18  | 0.045  | 58.7 | 0.90 | 74                     |
| 35        | 27                  | $0.092 \pm 0.08$    | -0.020  | 0.14  | 0.029  | 84.6 | 0.98 | 52                     |

Таблица 7

Параметры и статистические показатели к уравнениям № 28-33 вида  $y = a + bx$  зависимости скорости дефекации ( $N_{\text{фекалий/зооид.период}}$ ) зооидом мшанки в градиенте температур и к уравнению № 34 вида  $y = ae^{bx}$  температурной зависимости скорости дефекации ( $v_f$  фекалий/зооид.час)

| $t$ °C | $N \pm \delta$ фекал/зооид.период 6 часов | $a$   | $b$   | $S_y$ | $c.v.$ | $r$  | Количество операций |
|--------|-------------------------------------------|-------|-------|-------|--------|------|---------------------|
| 15     | 28 $1.60 \pm 0.76$                        | -0.16 | 0.49  | 0.34  | 47.7   | 0.99 | 34                  |
| 20     | 29 $2.63 \pm 1.00$                        | 0.27  | 0.67  | 0.45  | 38.0   | 0.99 | 36                  |
| 25     | 30 $2.63 \pm 1.30$                        | -0.15 | 0.80  | 0.58  | 49.5   | 0.99 | 66                  |
| 30     | 31 $4.13 \pm 1.50$                        | 0.53  | 1.02  | 0.67  | 36.3   | 0.98 | 31                  |
| 33     | 32 $5.40 \pm 2.51$                        | 0.21  | 1.32  | 1.03  | 46.6   | 0.97 | 60                  |
| 35     | 33 $4.75 \pm 1.92$                        | -0.28 | 1.13  | 0.96  | 40.6   | 0.98 | 42                  |
| 15-33  | 34                                        | 0.29  | 0.045 | 0.13  | 32.8   | 0.99 | 340                 |

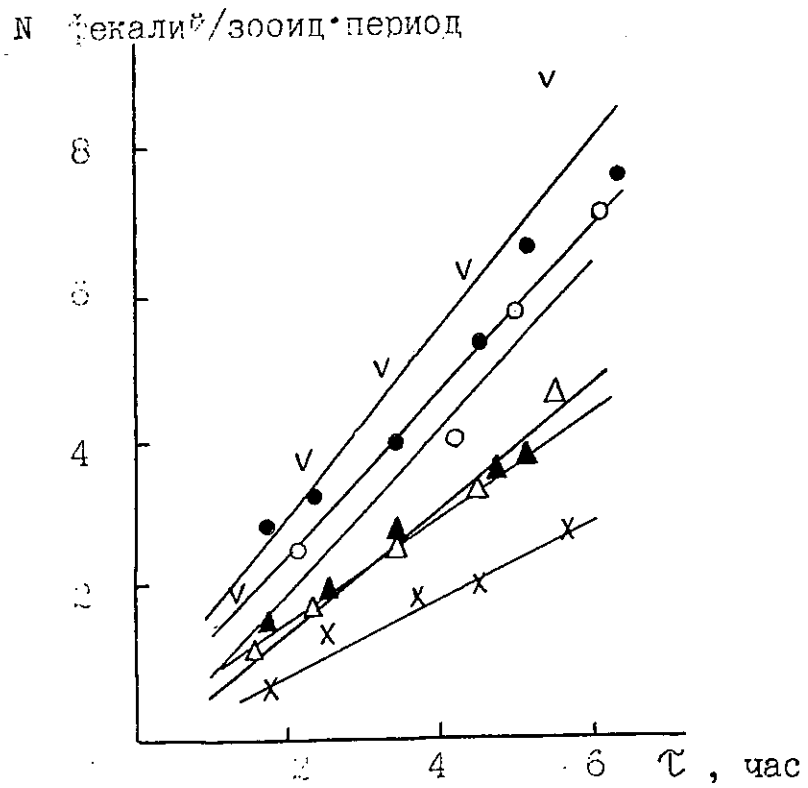


Рис. 21. Скорость дефекации ( $N_{\text{фекалий/зооид} \cdot \text{период}}$ ) зооида мшанки за период в градиенте температур  
 $x - 15^{\circ}$   $\blacktriangle - 20^{\circ}$   $\Delta - 25^{\circ}$   $\bullet - 30^{\circ}$   $v - 33^{\circ}$   $o - 35^{\circ}$

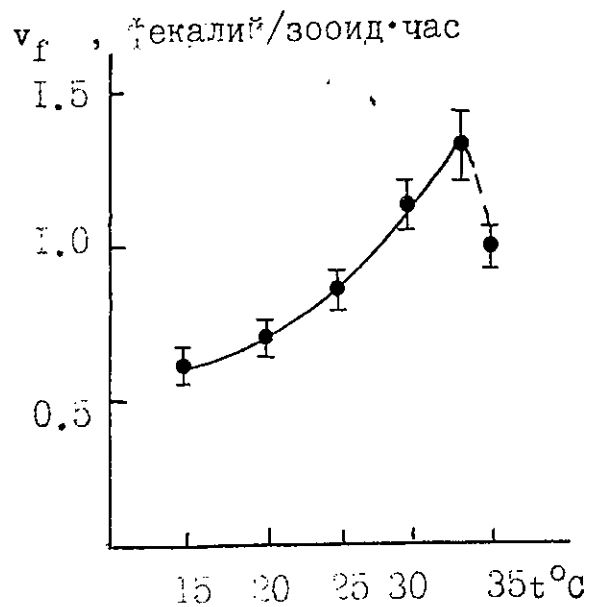


Рис. 22. Температурная зависимость скорости дефекации ( $v_f$ , фекалий/зооид·час) мшанки *P. fungosa*



сана экспоненциальной функцией. Параметры и статистические показатели к уравнению №34 представлены в таблице 7. Как видно из рисунка, повышение температуры ускоряет процесс дефекации при  $20^{\circ}$  в 1.2 раза;  $25^{\circ}$  - 1.4;  $30^{\circ}$  - 1.9;  $33^{\circ}$  - 2.2;  $35^{\circ}$  - 1.7. Максимум скорости образования фекалий наблюдается при  $33^{\circ}$ . Температура  $35^{\circ}$  угнетает седиментационную активность мшанки.

### 3.3. Влияние экологических факторов на рост мшанок

Рост колонии мшанки состоит в накоплении модулей (зооидов). "Программа развития" модулярного организма сводится к увеличению числа модулей, ответственных за выполнение различных физиологических функций - модулей соматического роста (зооидов) и модулей вегетативной репродукции (статобластов).

Образующиеся в результате почкования генетически идентичные модули (зооиды) имеют размеры, соответствующие их функциональным возможностям. Изменчивость модулярного размера внутри колонии очень мала. Например, среди карибских кораллов коэффициент вариации диаметра полипа обычно меньше 10% (Lehman, Porter (1973), цит. по Hughes, Hughes (1986 б)). По нашим данным коэффициент вариации длины зооида *P. fungosa* в водосмее-охладителе составляет 20-30%. Hughes, Hughes (1986 б) называют такие зооиды мономорфическими. Однако не всегда зооиды в колонии мшанки однородны по длине. В колонии при определенных обстоятельствах выделяются ростовые "лидеры".

По нашим наблюдениям вторые зооиды в эксперименте по росту колонии мшанки из статобласта больше первых и достигают дефинитивных размеров за более короткий срок. Дефинитивный размер вторых зооидов составляет 1,72 мм, вторых - 2,5 мм. Линейный

рост мелких первых и вторых крупных зооидов *P. fungosa* при оптимальной температуре на основании эмпирических данных на рис. 23 описан степенной функцией вида  $y = ax^b$ . Параметры и статистические показатели уравнений линейного роста первых и вторых зооидов представлены в таблице 8.

Таблица 8

Параметры и статистические показатели к уравнениям линейного роста мелких (№ 35) и крупных (№ 36) зооидов мшанки *P. fungosa*

| № ур-я | a    | b    | $\sigma_y$ | $S_y$ | c.v. | r    | Кол-во операций |
|--------|------|------|------------|-------|------|------|-----------------|
| 35     | 0,98 | 0,30 | 0,34       | 0,12  | 27,4 | 0,98 | 270             |
| 36     | 3,13 | 0,18 | 0,68       | 0,30  | 39,5 | 0,97 | 37              |

Удельная скорость линейного роста вторых зооидов больше таковой первых на начальных стадиях роста колонии и составляет за период 1,34 сутки от выклева соответственно 0,54 и 0,34 сут<sup>-1</sup>. Появление ростовых "лидеров" обусловлено, вероятно, значительной пластичностью роста мшанок и имеет огромное значение в плане трехмерности роста модулярных организмов. Интересен тот факт, что последующие зооиды в колонии мшанки, как правило, мелкие, но до тех пор, пока программа развития колонии под влиянием каких-либо факторов не запустит вновь появление ростовых "лидеров", рост которых будет направлен на преодоление неблагоприятных условий и занятие колонией нового пространства.

Рост клональных организмов в значительной мере зависит от экологических факторов. В зависимости от определенных факторов и степени их влияния происходит соответствующая реализация жизненных форм роста. Формы роста мшанок изменяются под влиянием различных

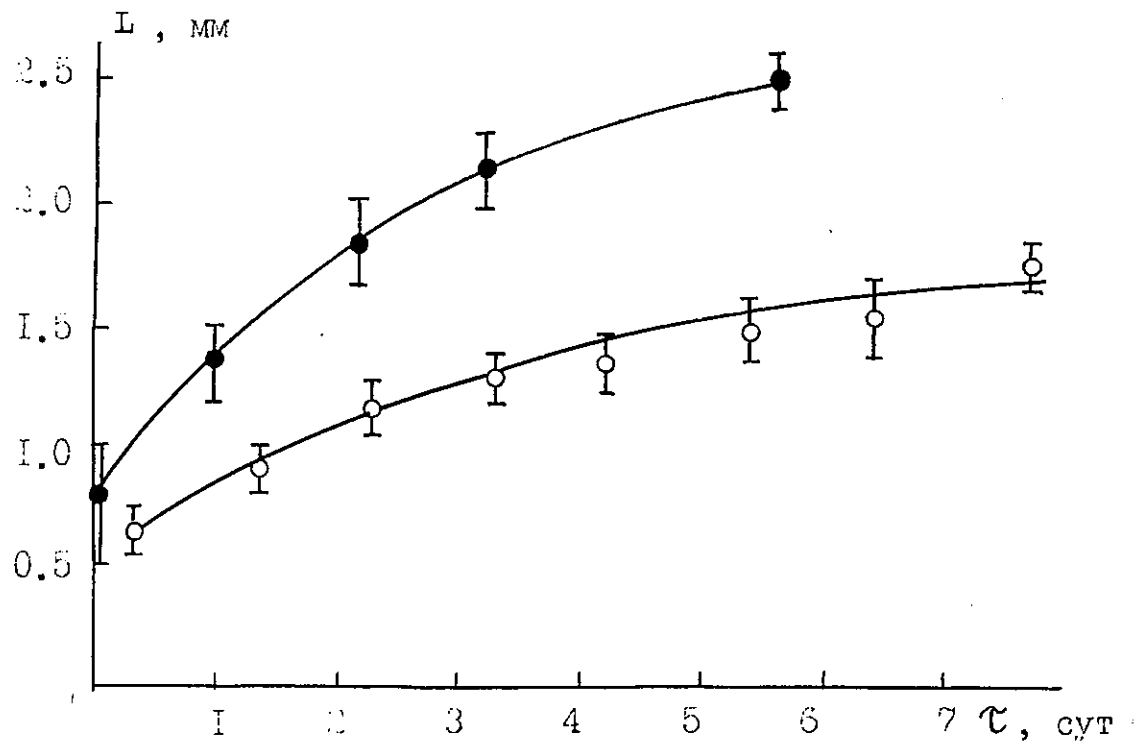


Рис. 23. Линейный рост (L, мм) зооидов мшанки *P. fungosa*

○ мелкие зооиды

● крупные зооиды

субстратов, видов пищи, скорости течения, конкуренции с другими видами, температуры. Keough (1989) отмечает, что изменчивость скорости роста морской мшанки *B. neritina* связана главным образом с условиями биотопа. Колонки из зарослей начинают размножение при меньших размерах, чем колонии со скального субстрата.

Crisp и Williams (1960) сообщали, что рост филактолем и расселение на растениях зависели от количественных различий в бактериальном покрытии растений. В настоящее время природа хемотропных механизмов оседания личинок доказана в экспериментах с морскими мшанками (Брайко, 1983).

Вид пищи также в значительной мере влияет на реализацию форм, скоростей роста и физиологию мшанок. Brooks (1929) содержал мшанок на чистых культурах диатомей, монад, культур простейших, бактерий и комбинациях этих культур. Jebram (1980) при изучении качественных условий питания морских мшанок *S. seurati* и *E. pilosa* для лабораторного выращивания животных предложил использовать комбинации представителей различных классов водорослей, так как ни один из испробованных видов пищи, таких, как бактерии, эвгленовые, сине-зеленые, красные, криптофитовые, прасино-вые, динофитовые, желто-зеленые, диатомовые и гаплофитовые водоросли, не удовлетворял в течение длительного времени пищевых потребностей мшанок.

Winston (1976) выявила отсутствие роста на бактериальной пище у *C. tenuissimum*. Однако, неясна причина отсутствия роста морских мшанок - в результате низкой питательной ценности бактерий или их непереносимости. Эксперименты Jebram (1980) по кормлению морских мшанок бактериальной пищей показали, что она является неэффективным пищевым компонентом. Cyanophyta также показали незначительный рост бризой, иногда сине-зеленые были

ядовиты.

Изучая влияние различных компонентов питания на рост колоний морских мшанок и учитывая тот факт, что мшанки сами регулируют количество щупалец на лофофоре в зависимости от пищевых условий, Jebram (1980) ввел коэффициент  $RVTN$ , который определил как сумму произведений числа щупалец на процент зооидов, их несущих. При использовании смеси водорослей коэффициент  $RVTN$  почти не увеличивался в зависимости от скорости роста колонии. Для культивирования *P. repens* Jebram (1980) предложил зеленые водоросли *Chlorogonium* и *Haetococcus*, различные виды инфузорий *Paramecium*, *Stylonychia*, *Euplotes* и коловраток *Philodina*, *Adineta*, *Macrotrachela*, *Asplanchna*. Он указал, что протеины являются необходимым пищевым компонентом пищи, сахара используются не только для обмена, но и построения первичной мембраны стенки тела мшанок. Особенно стимулирует рост различных бризозой те водоросли, которые производят много маннитола и сахара. Каротиноиды мшанкам требуется, но их роль неизвестна. Требования мшанок к жирам и жирным кислотам неясны.

Toriumi (1972 a) на *P. repens*, Jebram (1974), Winston (1976), Jebram и Rummert (1978) для морских мшанок показали, что тип пищи влияет не только на скорость роста, но и морфогенез колоний. Jebram (1982) показал для *E. pilosa*, что изменение видового состава фитопланктона влечет изменение морфологии колоний. Он действует через состав стенки цистида, состоящей из мукополисахаридов и белков. Он заметил, что от доступности сахаров и многоатомных спиртов, имеющихся в фитопланктоне, зависит структура цистида, прочность ее прикрепления к субстрату и к соседним особям, форма роста колонии. Toriumi (1972 c) установил, что количество и качество питания на скорость почкования колонии

*P. repens* влияло. В присутствии простейших *Trachelomonas* в прудовой воде частота почкования мшанки увеличилась. Осенью со снижением численности простейших в пруду частота почкования мшанки снизилась.

Влияние скорости течения и связанного с ней пищевого успеха зооидов на морфологию колоний было рассмотрено в предыдущем разделе. Было показано, что пищевой успех колоний обеспечивается высотой лофофора каждого зооида и скоростью пищевого тока, создаваемого микроколониальными течениями с помощью ресничного и щупальцевого механизмов улавливания частиц. Очевидно, что скорость пищевого потока регулирует формы роста. Hughes, Hughes (1986 б) наибольшую скорость роста колоний *Celleporella hyalina* отметили при наивысшей скорости течения в своих опытах, что авторы объясняют лучшим режимом питания зооидов. Степень конкуренции у седентарных организмов также значительно влияет на их рост. Cancino, Hughes (1987) сообщают, что в одиночных колониях одного вида мшанки скорость почкования была выше, чем в колониях, растущих близко к соседним. Значительная разница в росте существует при конкуренции разных видов, особенно различающихся по размерам лофофора. Best, Thorpe (1986 б) показали, что в колониях мелких видов морских мшанок *Alcyonidium hirsutum* и *E. pilosa* скорость пищевых токов воды резко падает вблизи края конкурирующей колонии крупного вида. Okamura (1988) показал, что изолированные колонии *E. pilosa* с мелкими лофофорами в медленном потоке питаются и растут лучше, чем соседствующие с *A. hirsutum*, имеющей более крупные лофофоры, так как более крупные колонии перехватывают пищевые частицы и перехватывают их у более мелких колоний.

Для роста мшанок имеет большое значение не только успешная конкуренция в виде перехвата пищи находящимися сверху по течению

зооидами с помощью специально создаваемых микротечений, но особенно размеры лофофора и количество щупалец на них.

Значение лофофора для мшанок чрезвычайно велико, так как он участвует в процессах питания и дыхания непосредственно. В процессах роста лофофор участвует опосредованно, поскольку от его размеров, длины и количества щупалец зависит пищевой успех колонии. McKinney (1966) указывает, что пределы форм роста, размеров и морфологии мшанок первично обусловлены филогенетическими ограничениями размера лофофора, а затем уж соответствующими ограничениями величины потока подлежащей фильтрации воды через поверхность колонии.

Количество щупалец у морских и пресноводных мшанок по данным Дамперта (1900) варьирует от 8 до 90. Маленькие щупальцевые воронки встречаются у мшанок с небольшим числом щупалец. Коэффициент корреляции между числом щупалец и диаметром воронки (0.91) по данным Dudley (1970), полученным для мшанок Новой Зеландии. Диаметр воронки связан также с длиной щупалец ( $r = 0.96$ ). Jebram (1980) и Thorpe с соавторами (1985) сообщают, что мшанки могут устанавливать количество щупалец на лофофоре в соответствии с условиями микросреды. На число щупалец влияют в первую очередь различные виды пищи, а это уже в свою очередь влияет на эффективность захвата. По нашим данным число щупалец находилось в прямой зависимости от длины зооида *P. fungosa* (рис. 24). По эмпирическим данным на рис. 24 рассчитано уравнение № 30 вида  $y = a + bx$ , параметры и статистические показатели которого представлены в табл. 9. Зооид максимальной длиной 2,5 мм имеет 44 щупальца.

Таким образом очевидно, что чем больше длина зооида, тем больше он имеет щупалец, разумеется, в филогенетических рамках. Следовательно, тем большей пищевой ловистостью обладает лофофор

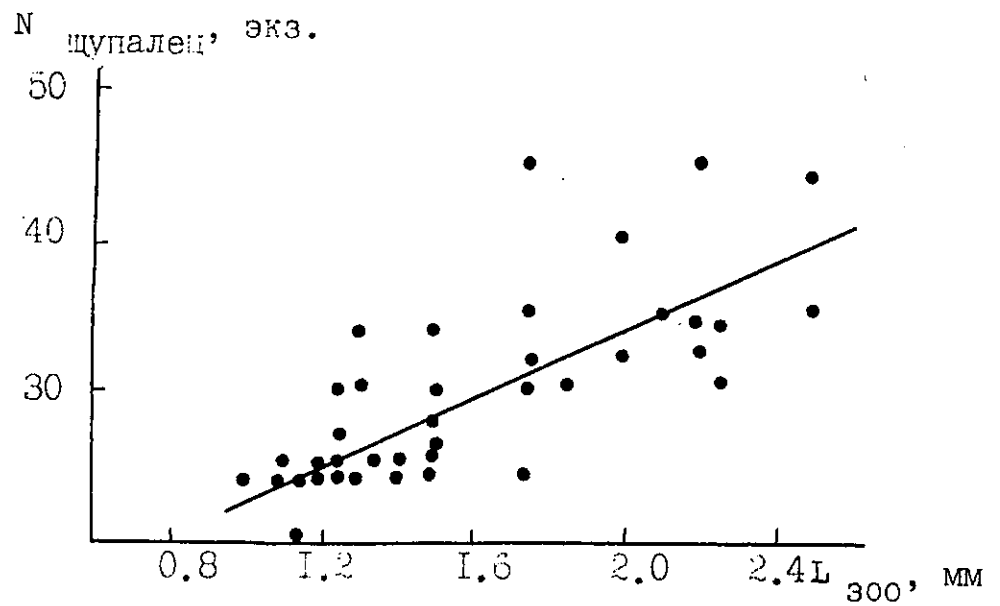


Рис. 24. Зависимость количества щупалец ( $N_{\text{щупалец, экз.}}$ ) от длины зооида мшанки ( $L_{300, \text{мм}}$ ) *P. fungosa*

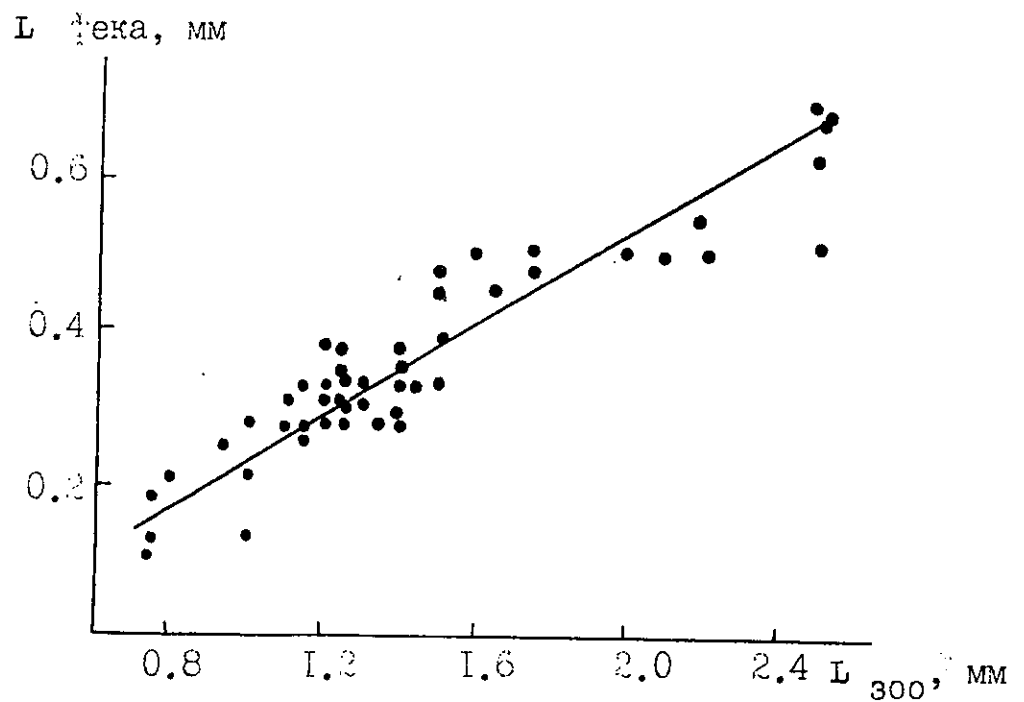


Рис. 25. Зависимость длины фекалия ( $L_{\text{фека, мм}}$ ) от длины зооида мшанки ( $L_{300, \text{мм}}$ ) *P. fungosa*



и тем больших размеров фекальные пеллеты будут формировать зооиды. По эмпирическим данным, представленным на рис. 25, рассчитано уравнение зависимости длины фекалия от длины зооида мшанки *P. fungosa*. Параметры и статистические показатели представлены в таблице 9. Приведенные уравнения необходимы для расчетов баланса энергии, так как облегчают количественные пересчеты у модулярных организмов. Так, например, зооид средней длиной 1,38 мм образует фекальную пеллету длиной 0,34 мм, весящую в сыром и сухом веществе 0,0404 и 0,0045 мг соответственно.

Таблица 9

Параметры и статистические показатели к уравнениям связи длины фекалия ( $L_{\text{ф}}$ , мм) (№ 38) и количества щупалец ( $N_{\text{щуп}}$ , экз) (№ 37) с длиной зооида ( $L_{\text{зоо}}$ , мм) мшанки *P. fungosa*

| Ур-я | a     | b     | $\sigma_x$ | $\sigma_y$ | $S_y$ | $c.v.$ | r    | Кол-во операций |
|------|-------|-------|------------|------------|-------|--------|------|-----------------|
| 37   | 0,0,0 | 0,27  | 0,42       | 0,12       | 0,013 | 35,3   | 0,92 | 64              |
| 38   | 12,28 | 10,85 | 0,39       | 6,12       | 0,83  | 21,2   | 0,70 | 54              |

Щупальца мшанок крайне чувствительны к колебаниям водной массы. Wiese, Wollnik, Jebram (1980) в экспериментах с вибратором получили данные о пороге защитного рефлекса у морской мшанки *Bowerbankia imbricata*, которая чувствительна к колебаниям и в ответ на них вытягивает щупальца. В диапазоне частот 10–110 Гц порог защитного рефлекса оказался постоянным и составил 0,5–1 см/сек. Авторы делают вывод, что зооиды этой морской мшанки размером 0,25 мм могут служить чувствительными и не вносящим в среду существенных возмущений микрозондом для измерения колебаний среды

под поверхностной волной.

Морфометрические исследования лофофора позволяют глубже подойти к пониманию экологии мшанок. Отмечено, что виды с небольшим числом щупалец и малым диаметром воронки отличаются повышенной стойкостью к экстремальным условиям (Брайко, 1983). Чем длиннее щупальца и больше их число, тем больше поверхность дыхания. Особенно большое значение имеет количество щупалец и размеры лофофора в пищевой конкуренции.

По сравнению с унитарными организмами возможность пластичности роста у модулярных организмов гораздо шире. Причина такой пластичности именно в модулярности – все важнейшие жизненные функции протекают как на уровне отдельного модуля, так и на уровне всего интегрального организма.

По характеру построения всего модулярного организма можно выделить 3 типа: построение в горизонтальном направлении (рост мшанки на начальных этапах), вертикальном и сочетание первых двух типов (разросшиеся колонии кораллов и мшанок). До тех пор пока не наступит воздействие неблагоприятных факторов, таких, как борьба за пространство, архитектурная нестабильность или изменение условий среды, все модули сохраняют способность к репликации и аккумулируются экспоненциально. Это возможно при трехмерном росте.

Рост *E. pilosa* по данным Hughes, Hughes (1986 б) быстро меняется от линейного к двумерному, производя на субстрате шаровидную колонию, в которой только периферические зооиды могут размножаться. Несмотря на то, что двумерный колониальный рост ограничивает репликацию периферическими модулями, но развитие в течение всей колонии и питание периферических модулей путем перемещения позволяет модулярной аккумуляции превышать квадрат-

ную функцию времени, в результате чего циркулярная колония может распространяться с постоянной скоростью.

Скорость почкования зооидов мшанки *E. pilosa* на зооид по данным Hughes и Hughes (1986 б) являлась понижающей функцией размера колонии, в то время как скорость производства зооидов на единицу колониального периметра являлась возрастающей функцией колониального размера. Общее число зооидов и общая биомасса ( $\hat{W}$  мг) для этой морской мшанки были линейными функциями колониальной площади ( $S$ , см<sup>2</sup>) и выражены уравнениями:  $N_{\text{зооидов}} = 472 \cdot S + 13,7$ ;  $\hat{W}_{\text{колонии}} = 2,22 \cdot S - 1,85$ .

По нашим данным численность зооидов *P. fungosa* от колониальной зоны ( $S$ , мм<sup>2</sup>) выражает уравнение

$$N_{\text{зооидов}} = 3,25 \cdot S - 9,7, \quad r = 0,84 \quad (\text{№ 39})$$

рассчитанное на основании эмпирических данных, представленных на рис. 26. Для сравнения с нашими данными на рис. 26 проведена прямая 2, рассчитанная по уравнению Hughes, Hughes (1986 б), которая отражает более высокое содержание зооидов на площади колонии морской мшанки вследствие более мелких размеров зооидов.

В результате того, что в природных условиях оброст мшанки имеет форму параллелепипеда с высотой до 3 см в зависимости от сезона, мы рассчитали уравнение связи сухой массы ( $\hat{W}$ , мг) не с площадью, как это сделали Hughes и Hughes, а с объемом обростов ( $V$ , мм<sup>3</sup>) мшанки по эмпирическим данным, представленным на рис. 27.

Уравнение № 40 имеет вид

$$\hat{W} = 0,04 \cdot V - 0,14 \quad r = 0,72 \quad (\text{№ 40})$$

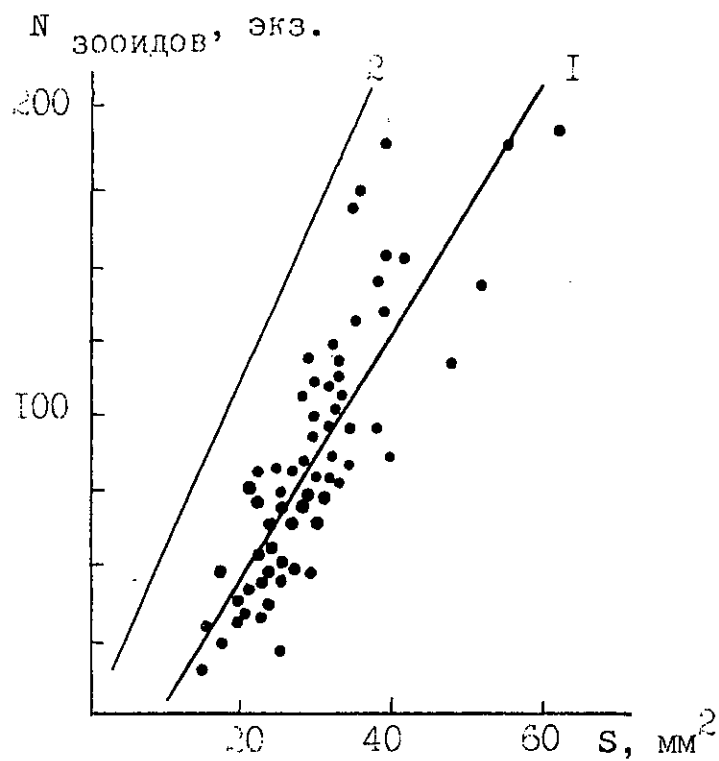


Рис.26. Содержание зооидов ( $N_{\text{зооидов, экз.}}$ ) на площади ( $S, \text{мм}^2$ ) колонии мшанки

I — *P.fungosa*

2 — *E.pilosa*, по данным Hughes, Hughes (1986)

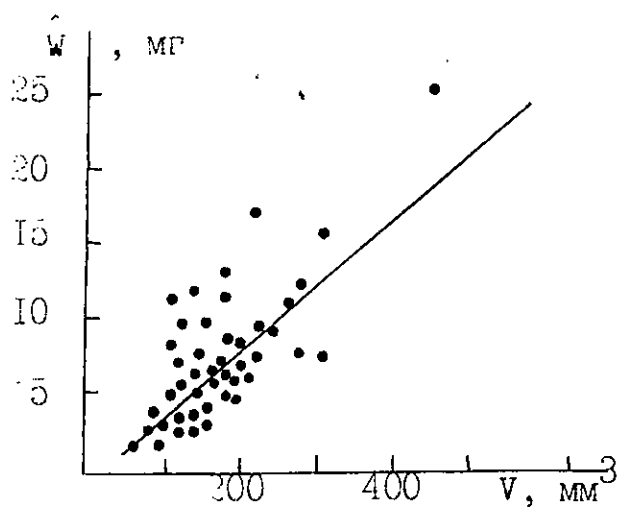


Рис.27. Содержание сухого вещества ( $\hat{W}$ , мг) в объемах ( $V, \text{мм}^3$ ) обростов мшанки *P.fungosa*