

3.4. Рост мшанки при разных концентрациях сестона в градиенте температур

Основными факторами, влияющими на модулярность роста мшанки *P.fungosa* в водоеме-охладителе, являются температура и пищевые условия. В связи с наибольшей изменчивостью среди других физиологических показателей рост мшанки на начальных этапах роста колонии изучали в условиях влияния двух факторов - в градиенте температур 20° , 25° , 30° , 33° при разных концентрациях сестона из водоема-охладителя. Рост численности зооидов мшанки из статобласта в течение 15 суток в градиенте температур и трофических условий отражен на рис. 28, где а - 70, б - 35, в - 17,5, г - 8,3 мг сухого вещества/л.

По эмпирическим данным на рис. 28 построены графики температурной зависимости роста численности зооидов в колонии мшанки за период 15 суток (рис. 29а) и удельной скорости роста колонии мшанки по сухой массе (рис. 29 б) при разных концентрациях сестона. Удельная скорость роста рассчитана по формуле

$$C_V = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

по разности конечной и начальной сухой массы колонии.

Как видно из рис. 29, максимальные значения численности зооидов и удельных скоростей роста при низких концентрациях сестона лежатся в область более высокой температуры. Максимальные величины при высокой концентрации сестона сдвигнуты в область более низкой температуры.

Оптимальная зона существования мшанки в водоеме-охладителе характерна для летнего сезона среднем содержании сестона $17,5$ мг сухого вещества на литр находится в области $25-30^{\circ}$, как

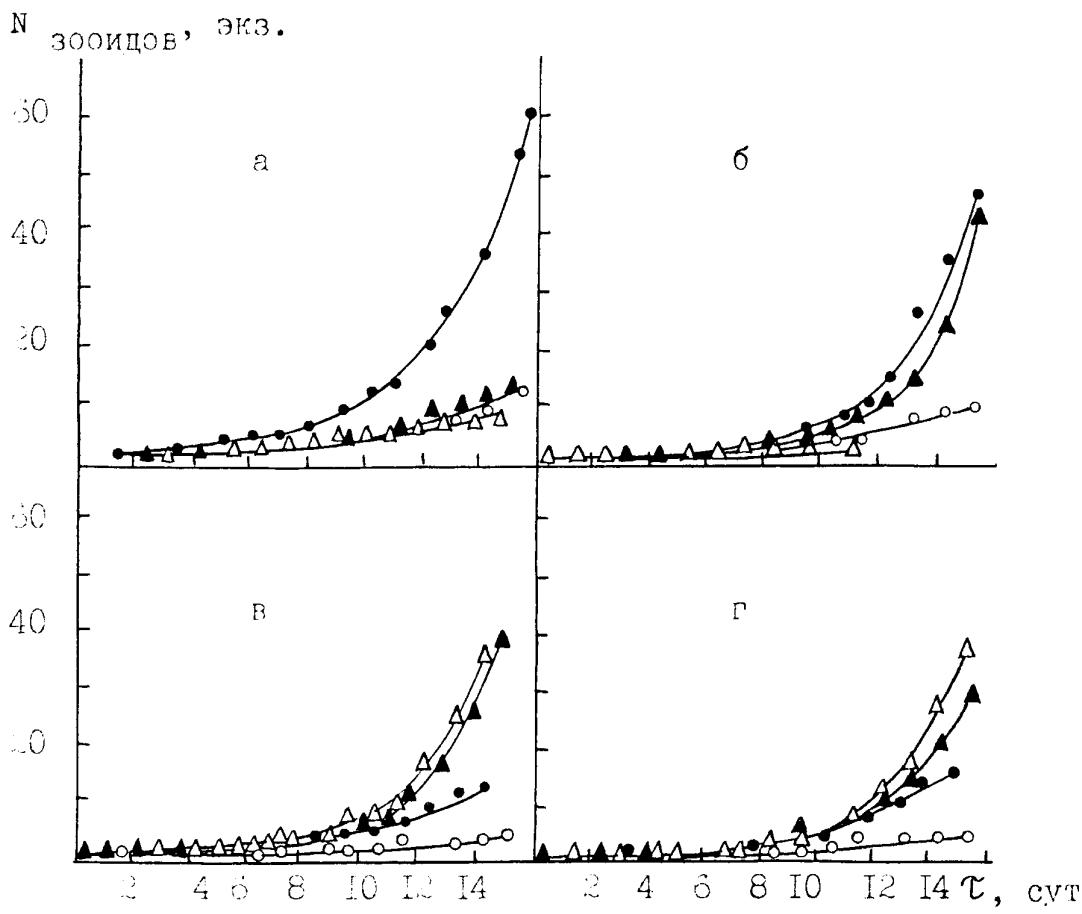


Рис.28. Рост численности зооидов мшанки из водоема-охладителя в градиенте температур при разных концентрациях сестона

$\circ - 20^{\circ}$ ● - 25° ▲ - 30° △ - 33°
 а - 70, б - 35, в - 17.5, г - 8.8 мг сухого
 вещества/л

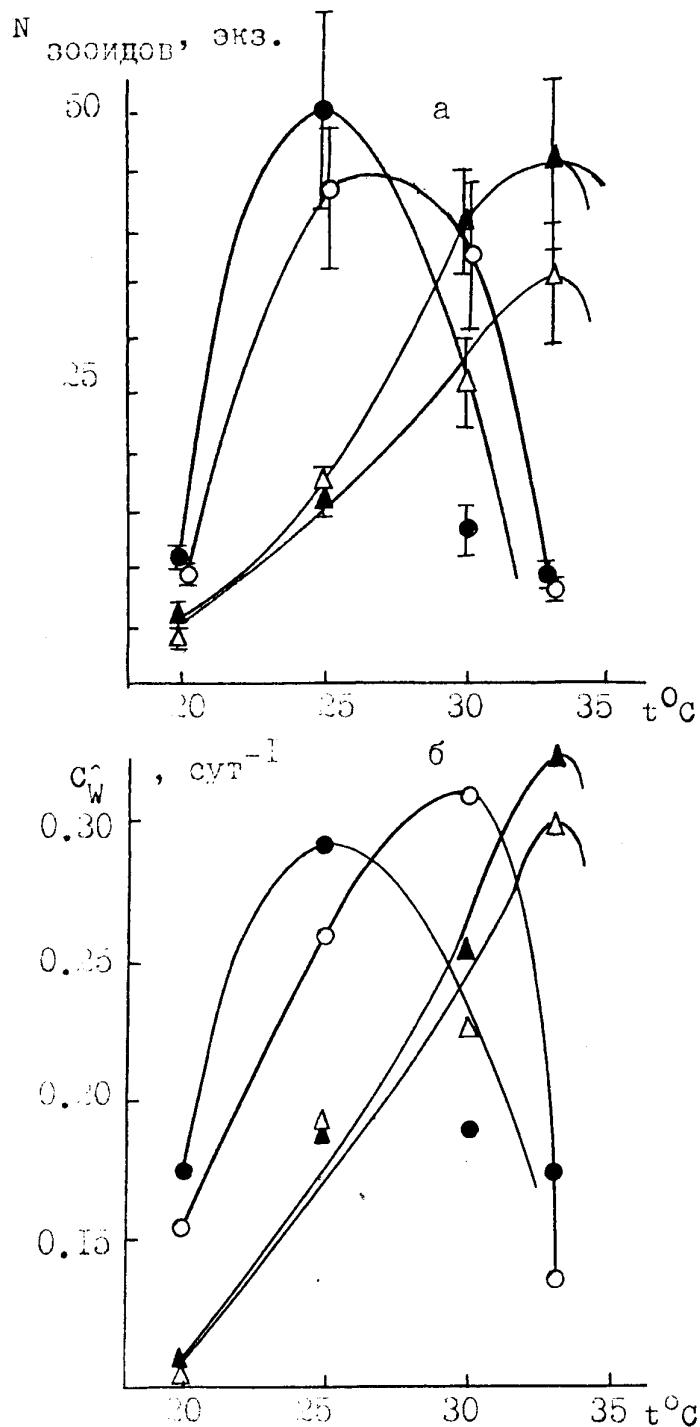


Рис. 29. Температурная зависимость роста численности ($N_{\text{зооидов}}$, экз - а) и удельной скорости роста (c_w^* , сут $^{-1}$) сухой массы колонии мшанки при разных концентрациях сестона из водоема-охладителя

● - 70, ○ - 35, ▲ - 17,5, △ - 8,8 мг сухого в-ва/л

свидетельствует рис. 29.

В зоне 33–35° зооиды начинают отмирать. При увеличении эксплуатационной нагрузки ГРЭС и соответственно увеличении температуры в водоеме–охладителе можно ожидать усиления автрофикации и сдвигания зоны оптимальной температуры роста до 23–27°. Уменьшение содержания сухого вещества в теплом канале может привести к большей выживаемости зооидов в области высоких температур 30–33°. Однако, 33° – это предельная температура, выше которой начинается отмирание зооидов, как это было показано ранее на их выживаемости.

Для дальнейших расчетов потока энергии популяции мшанки получено уравнение №41 температурной зависимости удельной скорости роста колонии для участка линейной зависимости в градиенте температур 15–30° при одной концентрации – характерном для летнего сезона среднем содержании сестона 35 мг сух. вещества/л (рис. 30). С_W в данном случае рассчитаны для каждого интервала значений массы зооидов. Уравнение №41 связи удельной скорости роста с температурой имеет вид

$$\hat{C}_W = 0,017t^0C - 0,17 \quad (\hat{B}_y = 0,11, \quad S_y = 0,05, \quad (41) \\ c.v. = 52,6, \quad r = 0,99)$$

Данные по росту численности зооидов при 25, 30, 33° в усредненном виде были отложены на рис. 31, по которым рассчитано уравнение №42 экспоненциального вида $y = ae^{bx}$ для начальных этапов роста колонии мшанки при высокой температуре. На рисунке изображена кривая 2, отрежающая рост *P. fungosa* по данным Хмелевской Мухина (1986) при температуре 23° и полученные ранее собственные данные для того же вида мшанки при $t = 20^0C$ (кривая I).

Параметры уравнений и статистические показатели представлены в таблице 10.

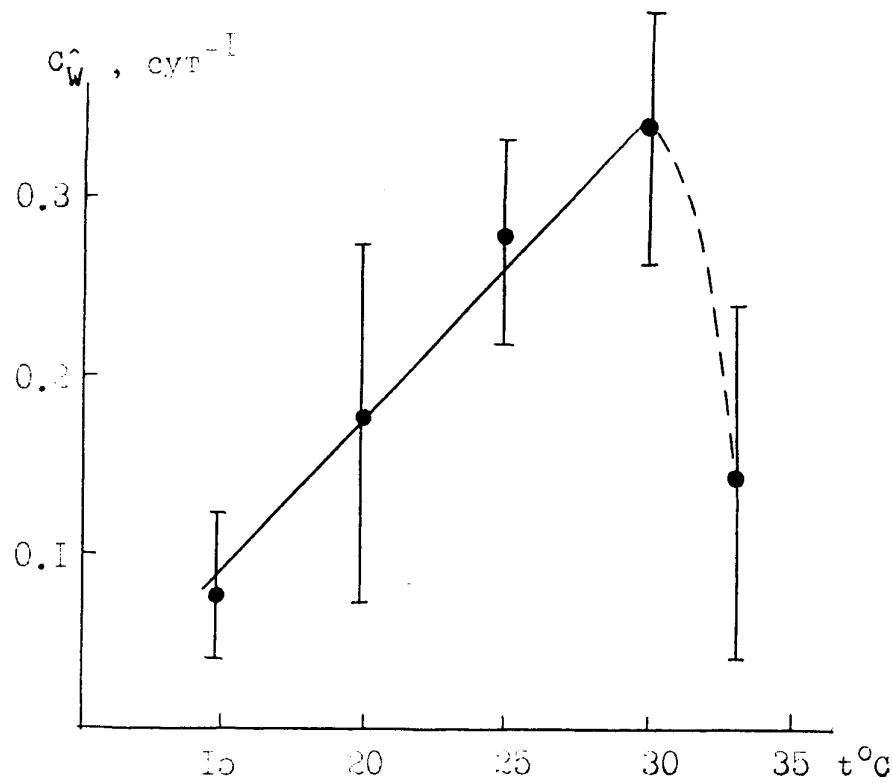


Рис.30. Температурная зависимость удельной скорости роста (C_w , sут^{-1}) сухой массы колонии мшанки *P. fungosa* (содержание сестона 35 мг сухого вещества/л)

Таблица 10

Параметры и статистические показатели к уравнениям
№ 42-44 роста численности колонии мшанки при
разных температурах

р урав- нения	t ⁰ C	N ₀	c _N	б _у	s _у	c.v.	r	источник
43	20	2,31	0,12	62,8	II,1	107,2	0,97	32 Михаевич, 1986
44	23	0,74	0,21					Хмелева, Мухин, 1986
42	29	0,57	0,25	II,0	2,7	133,1	0,98	393 собственные данные

Также как для популяций бактерий, инфузорий и коловраток, размножающихся делением особи на две, принято уравнивать время удвоения численности времени генерации, сделаем аналогичное допущение для мшанок. Если популяции бактерий, инфузорий и коловраток невозможно подразделить на размерно-возрастные группы вследствие краткого периода соматического роста и незначительных различий в размерах молоди и взрослых особей, то в колонии мшанок, имеющей также в основном мономорфные зооиды, это невозможно сделать по причине единого колониального целома. Рост колонии следует рассматривать как удвоение модулей, мономорфических зооидов. В этой связи вычислим время удвоения численности колонии мшанки при разных температурах по формуле

$$g = \frac{\ln 2}{r}$$

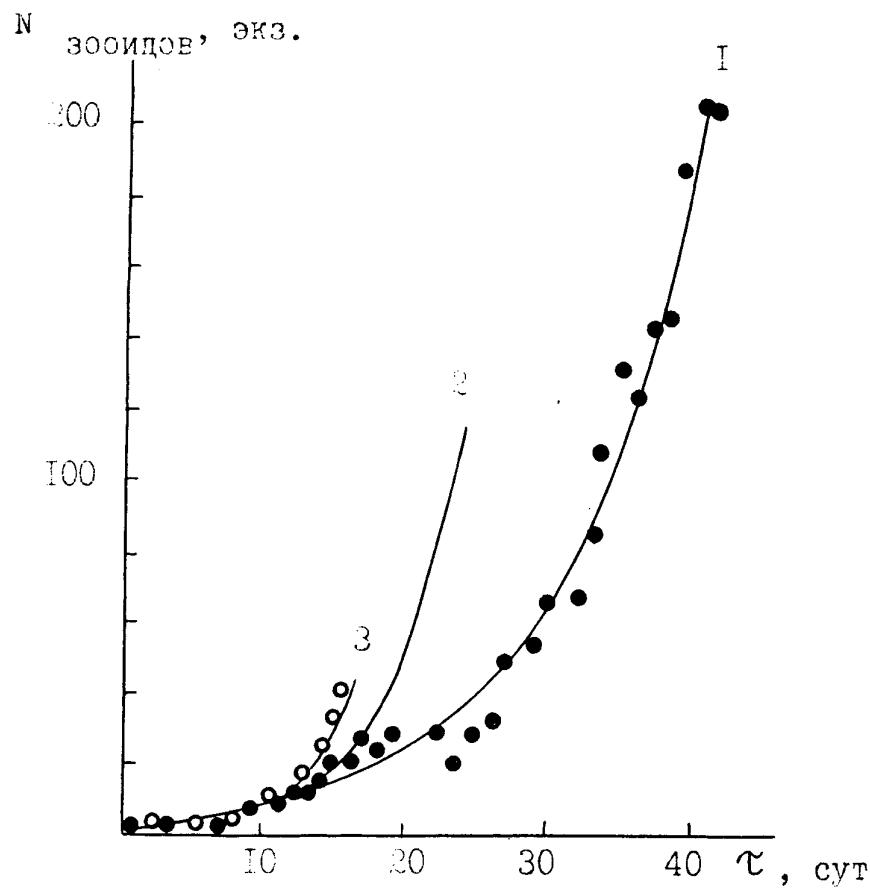


Рис.31. Рост численности колонии *P.fungosa*

1 - собственные данные, $t = 20^{\circ}\text{C}$

2 - по данным Хмелевой, Мухина (1986), $t = 23^{\circ}\text{C}$

3 - собственные данные, $t = 29^{\circ}\text{C}$

● - 1 ○ - 2 ● - 3

Как известно, при отсутствии смертности изменение численности таких populаций передается экспоненциальной функцией

$$N = N_0 \cdot e^{rt}$$

где r — мгновенная удельная скорость пополнения численности, равная

$$r = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1},$$

либо удельная скорость изменения массы колонии (Иванова, 1979). Поскольку r соответствует удельной скорости роста, используя константы роста C_N в уравнениях № 42–44 из таблицы 10, получим, что время удвоения численности, рассчитанное по уравнению 43, соответствует 6,3 сут. при 20°C , по уравнению 44 — 3,3 сут. при 23° , по уравнению 42 — 2,8 сут. при 29° . Как видно, рост такого модулярного организма, как мшанка, под действием различных температур в значительной степени пластичен.

Константы роста в уравнениях № 42–44, рассчитанные по средним данным для численности колоний, с увеличением температуры от 20 до 29° увеличиваются от $0,12$ до $0,25$. Аналогичные данные о $C_N = 0,11 \text{ сут}^{-1}$ получены Солдатовой, Лукавовой (1987) для яблонковой мшанки *Cryptosula pallasiana* (время удвоения численности колонии 6 сут.). Полученные нами данные находятся в пределах известных максимальных значений удельной продукции для других беспозвоночных, приведенных Зайкой (1985) и рассчитанных по времени удвоения численности: колонии гидры — $0,44$, медузы — $0,07$ – $0,13$, гребневики — $0,25$ – $0,40$, сифонофоры — $0,35$, колониальные асцидии — $0,5$ – $0,6 \text{ сут}^{-1}$.

3.5. Температурная зависимость скорости потребления кислорода

Одной из важнейших задач эколого-энергетических исследований является изучение скорости потребления кислорода. Данных по дыханию как морских, так и пресноводных мшанок крайне мало.

Mangum, Schopf (1967), измеряя потребление кислорода у морской мшанки *B.turrita*, заключили, что одной диффузии недостаточно для доставки кислорода во все части тела зоонда. Massaro, Fatt (1967) представили те же *B.turrita* длиной 0,16 мм в виде модели полуцилиндра, где происходит химическая диффузия и с помощью расчетов показали, что уровень кислорода у зоонда полностью обеспечивается за счет диффузии. По их данным скорость потребления кислорода *B.turrita* при 20⁰С составила $4,5 \cdot 10^{-4}$ мкл О₂/зоонд·час. Ryland (1967) также считает, что эктопрокты полностью обеспечивают дыхание путем диффузии. По данным Hughes, Hughes (1986 а) колонии морской *E.pilosa* при 15⁰С потребляют $1,77 \cdot 10^{-3}$ мкт О₂/зоонд·час.

По данным Хмелевой, Мухина (1986) скорость потребления кислорода *P.fungosa* в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС при 34⁰ составила 0,133 мкл О₂/зоонд·час, при 23⁰ – 0,109. Синицина, Петасов (1986) для *P.emarginata* из водоема-охладителя Чернобыльской АЭС при 31⁰ привели уравнение связи скорости обмена (R, О₂/час) от массы колонии мшанки (0,2-2,5 г сырого вещества)

$$R = 1,1 \cdot W^{0,75},$$

которому рассчитанный нами обмен на зоонд составил 0,44 мкл/час.

Как известно, у унитарных организмов связь скорости потребления кислорода с массой тела описывается степенной функцией

$R = a \cdot w^b$. Причем, с увеличением массы животного наблюдается аллометрическая зависимость дыхания. Напротив, модулярные мшанки, имеющие в основной своей массе мономорфические взаимосвязанные друг с другом зооиды, аллометрического ограничения дыхания с увеличением массы колонии не имеют (Hughes, Hughes, 1986 a).

Изучение скорости газообмена мшанки в водоеме-охладителе проведено в зависимости от числа зооидов в колониях и температуры 10–35°, соответствующей обитанию животных в водоеме в течение года. Принято, что в основном зооиды в колонии являются мономорфическими и зная среднюю сырую массу зооида, был сделан пересчет эмпирических данных скорости потребления кислорода колонией определенной численности для перехода к сырой массе колонии (рис. 38). Зависимость скорости потребления кислорода (R , мкл/колония·час) от сырой массы колоний (w , мг) в градиенте температур описана линейными уравнениями № 45–51 (табл. II).

Таблица II

Параметры и статистические показатели к уравнениям

№ 45–51 связи скорости газообмена (R мкл/колония·час)

колонии мшанки с массой колонии (w , мг)

$t^{\circ}\text{C}$	R мкл/коло- ния·час	a	b	σ_y	s_y	C.v.	r	Кол-во опера- ций
10	0,66	0,099	0,095	0,36	0,15	42,3	0,87	6
15	1,33	0,35	0,97	0,70	0,20	53,1	0,76	12
20	1,79	-0,28	0,23	1,44	0,36	82,8	0,71	16
25	3,20	-2,06	0,43	1,75	0,47	54,7	0,77	14
29	7,44	-3,02	0,78	2,63	0,78	37,9	0,86	13
33	11,03	-0,54	0,92	4,73	1,31	42,9	0,54	13
35	6,78	-2,44	0,68	2,03	0,56	30,0	0,88	13

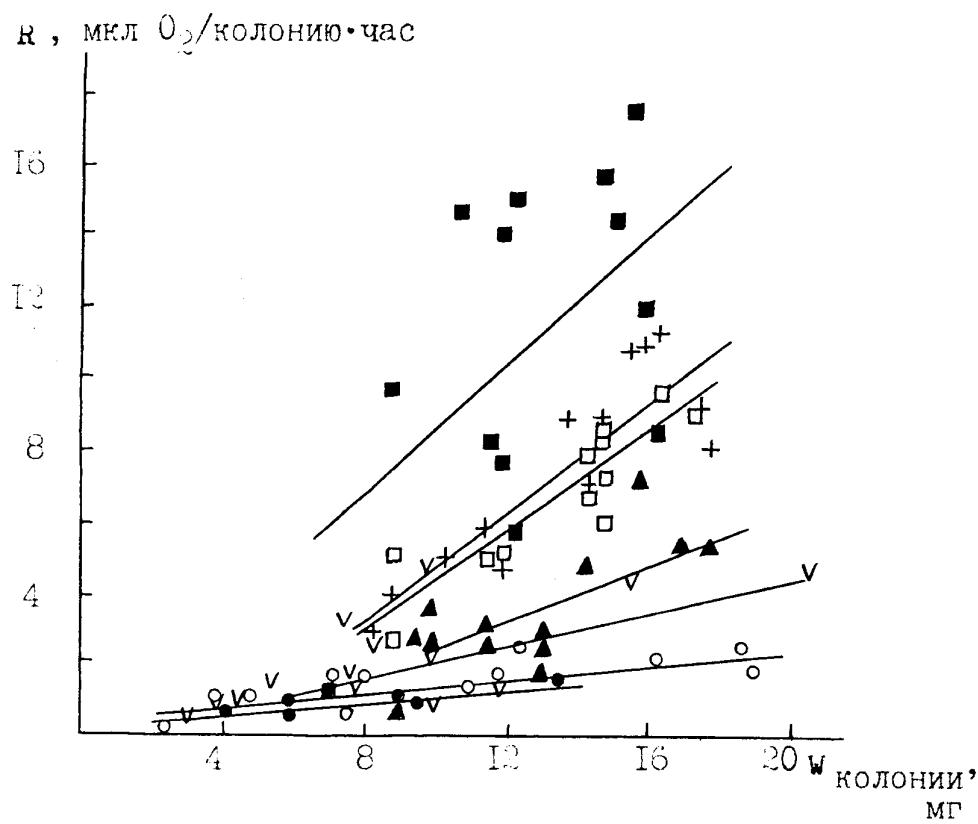


Рис.32. Зависимость скорости потребления кислорода (R , $\mu\text{l } \text{O}_2/\text{культуру} \cdot \text{час}$) от сырой массы колонии мицелия (W , мг) в градиенте температур
 ● -10° ○ -15° ▽ -20° ▲ -25° + -29° ■ -33° □ -35°

Связь средней скорости дыхания зоонда, а также интенсивности дыхания колонии с температурой (рис. 33) может быть описана уравнениями № 52,53 экспоненциального вида (табл. I2).

Таблица I2

Параметры и статистические показатели к уравнениям № 52,53 температурной зависимости скорости газообмена (R , мкл/зоонд·час) и интенсивности газообмена колонии (R/W , мкл/мг·час)

№ ур-я	t °C	a	b	s_y	C. V.	r	Количество операций	
52	10 - 33	0,015	0,089	0,12	0,06	85,1	0,97	74
53	10 - 33	0,038	0,089	0,30	0,12	85,0	0,97	74

Как видно из рис. 33, максимальная скорость дыхания зоонда и интенсивность обмена колонии характерны для 33°, затем при 35° следует резкое снижение исследуемых физиологических показателей.

3.6. Сравнительная оценка влияния температуры на процессы дефекации, роста и дыхания мышанки

Сопоставляя данные по дефекации, росту и дыханию мышонок, следует отметить, что температура в значительной степени влияет на скорость основных биологических процессов. Как видно из рис. 34, зависимость Q_{10} от температуры при пятиградусном шаге имеет параболический вид для скоростей дефекации и дыхания. Причем, изменение температуры в большей степени ускоряет газообмен, чем дефекацию.

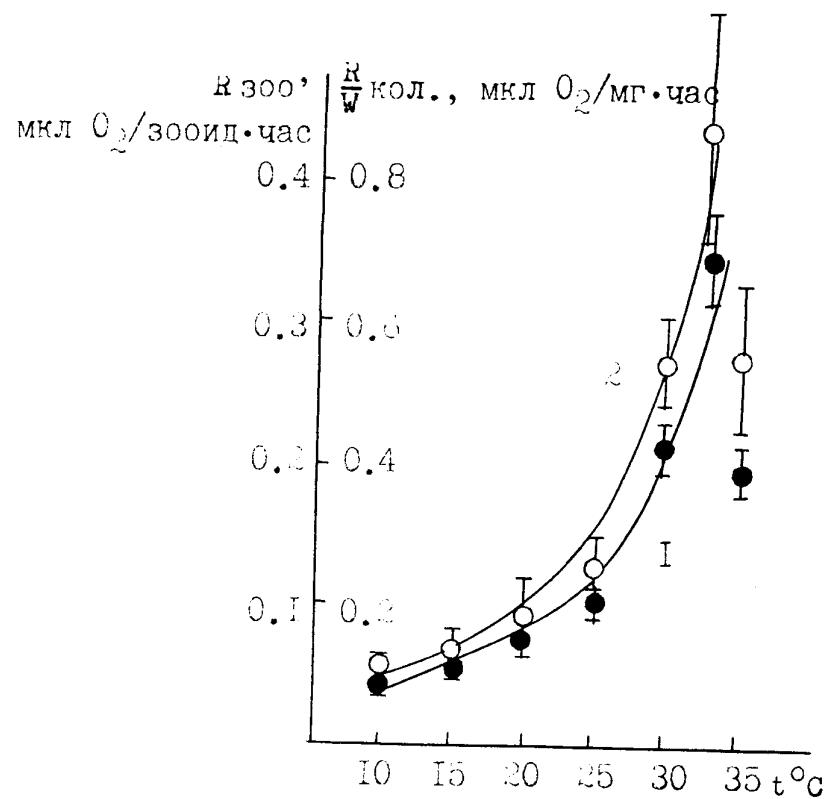


Рис. 33. Температурная зависимость скорости потребления кислорода (I) (R_{zoo} , $\mu\text{кл O}_2/\text{зооид}\cdot\text{час}$) зооидом мшанки и интенсивности дыхания колонии мшанки (II) ($\frac{R}{W}$ кол., $\mu\text{кл O}_2/\text{мг}\cdot\text{час}$)

● - I ○ - II

Как видно из таблицы I3, температурное ускорение скорости дефекации изменяется в небольших пределах - 1,24-1,79. Наибольшая величина Q_{10} получена для скорости дыхания в диапазоне 25-29⁰C (6,76) и для удельной скорости роста в диапазоне 15-20⁰ (5,II).

Таблица I3

Значения Q_{10} температурного ускорения скорости дефекации, дыхания и удельной скорости роста мшанки

Показатель	Температура, $^{\circ}\text{C}$							
	10-15	15-20	20-25	25-29	29-30	29-33	30-33	20-35
Скорость дефекации	1,54	1,37	1,46	1,72		1,79	1,24	
Скорость дыхания		1,37	1,75	6,76		3,33	1,15	
Удельная скорость роста		5,II	2,82		1,43			

Полученные нами и имеющиеся к настоящему времени отдаленные литературные сведения по Q_{10} принципиально отличаются от широко применяемой для описания температурных зависимостей скорости биологических процессов "нормальной кривой Крода" и принятой Штабергом (1986) величины $Q_{10} = 2,25$. Так, например, на рис.34 показаны куполообразные зависимости Q_{10} скоростей питания некоторых обитателей теплых вод - креветки *Macrobrachium rosenbergii* (Кулеш, 1985) и моллюска *Physella integra* (Лаенко, 1969). Максимальное приближение к "нормальной кривой Крода", известно, возможно лишь в области средних температур 10-22⁰- температурного оптимума для видов умеренной зоны. В зоне вы-

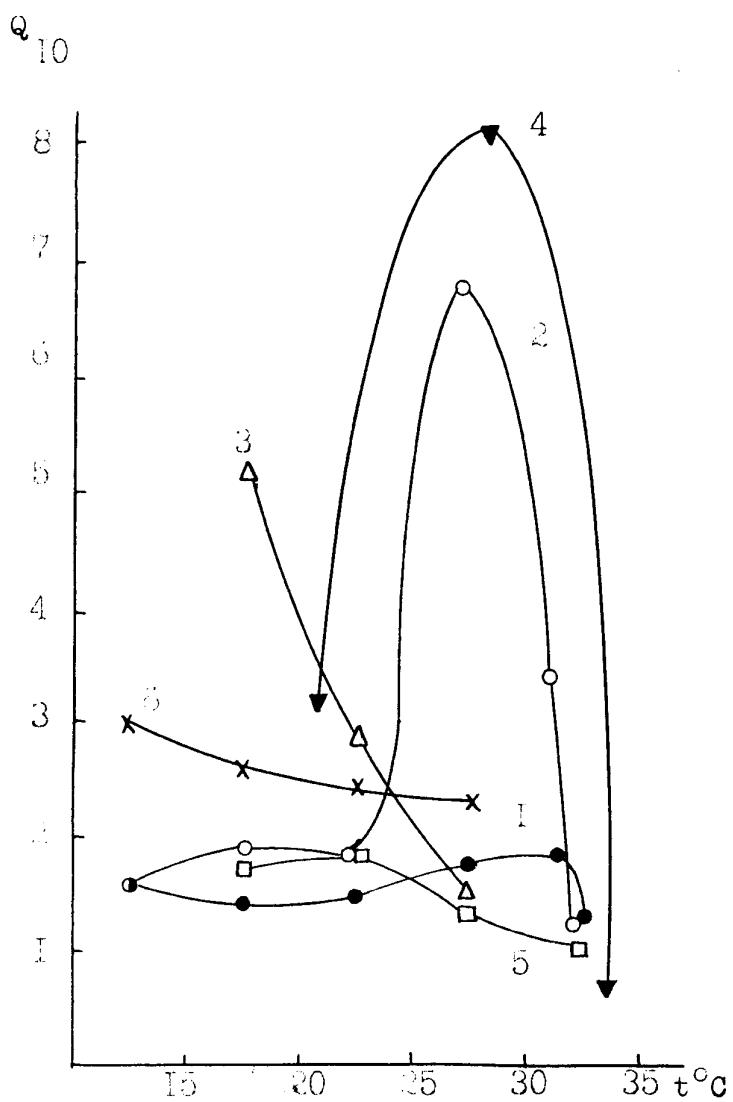


Рис.34. Динамика коэффициентов Q_{10} , характеризующих температурное ускорение скорости дефекации (1), дыхания (2), удельной скорости роста (3) мшанки *P. fungosa*, интенсивности питания *Macrobrachium rosenbergii* (4) (Кулеш, 1985) и *Physella integrata* (5) (Лаенко, 1989)

(6) - интенсивность дыхания по кругу

● 1 ○ 2 △ 3 .▼ 4 □ 5 × 6

сомых температур куполообразные зависимости скоростей физиологических процессов отражает существование видов на верхней границе шкалы жизнедеятельности.

Несмотря на то, что повышение температуры в большей степени ускоряет процесс дыхания, чем дефекации, максимальные величины

Q_{10} для этих процессов отмечены в одном температурном диапазоне $25-30^{\circ}$, который является оптимальным для жизнедеятельности мшанки в водоеме-охладителе. По абсолютным величинам наибольшая удельная скорость роста отмечена при 30° , скорость дефекации и дыхания зооида при 33° , выше которой происходит угнетение всех физиологических функций мшанки.

Таким образом с помощью реалий в температурном отклике биологических процессов достигается эффект высокой пластичности мшанки, обитающей в условиях широких температурных колебаний в водоеме-охладителе и испытывающей значительный температурный пресс.

Р е з и м е

Установлено, что мшанка *P. fungosa* в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС потребляет доминирующие в фитопланктоне синевелые водоросли без достаточной степени утилизации, о чем свидетельствует высокое содержание хлорофилла "а" в свежевыметанных юной пеллетах.

Впервые для пресноводных мшанок выявлено влияние температуры основные биологические функции – дефекацию, рост и дыхание.

Показано, что рост мшанки представляет собой репликацию морфических модулей (зооидов), различающихся между собой незна-

чительно. Однако, на некоторых этапах колониального роста появляются зооиды — "лидеры", роль которых, учитывая 3-хмерность модулярных организмов, состоит, вероятно, в занятии новых пространств.

Отмечено, что рост модулярного интегрального организма мшанки подвержен значительной изменчивости под влиянием различных факторов среди. В водоеме-охладителе основными факторами, определяющими существование колоний, являются температура и трофика.

Показано, что максимальные значения удельной скорости роста мшанки при низкой концентрации сестона ($8,8 - 17,5$) сдвигаются в область более высокой температуры ($30-33^{\circ}$), при высокой концентрации сестона (70 мг сух. в-ва/л) — в область более низкой ($23-27^{\circ}$) температурной шкалы жизнедеятельности вида в условиях водоема-охладителя.

Выявлено, что наибольшая скорость роста наблюдается при 30° и характерном для летнего сезона среднем содержании сестона 35 мг сух. в-ва/л. Максимальные величины скорости дефекации и дыхания зооида отмечены при 33°C , выше которой происходит угнетение всех физиологических процессов.

Проведен сравнительный анализ влияния температуры на дефекацию, рост и дыхание мшанки *P. fungosa*. Сопоставляя величины Q_{10} для основных биологических процессов, оказалось, что процесс дефекации более независим от температуры. Высокие показатели Q_{10} отмечены для скорости роста в интервале $15-20^{\circ}\text{C}$ (5,11) и для скорости дыхания в интервале $25-29^{\circ}\text{C}$ (6,76). Следует отметить, что оптимальные величины Q_{10} для указанных процессов отмечены в диапазоне $20-30^{\circ}\text{C}$, который является оптимальным для жизнедеятельности мшанки в условиях водоема-охладителя.

Глава 4. РАЗМНОЖЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ МШАНОК

Размножение является основной функцией организма, ответственной за его воспроизведение и сохранение во времени и пространстве.

Во 2-й главе мы говорили, что пресноводные мшанки размножаются половым и бесполым путем. Напомним, что бесполое размножение существует у них в виде внутреннего почкования в результате которого образуются статобласти - органы вегетативной репродукции (Михаевич, 1990а). В результате полового размножения образуется личинка, в частности, у *P. fungosa* - маллеула (рис.5а). Таким образом, изучение репродуктивных функций клональных организмов имеет свои особенности. Если при соматическом росте колоний основным конструктивным элементом является зооид, то модулем репродукции у пресноводных мшанок являются различные типы статобластов (рис.7) или личинка. В связи с тем, что в исследуемом нами водоеме - охладителе мшанка размножается статобластами, мы изучали только вегетативную репродукцию *P. fungosa*.

Значение статобластов для пресноводных мшанок заключается в том, что они являются репродуктивными структурами, обладающими специальными адаптивными механизмами, направленными на переживание ядом экстремальных условий среды. В результате такой адаптации реализуется основная функция пресноводных мшанок, ответственная за их воспроизведение, сохранение во времени и пространстве, - размножение.

Велико практическое применение статобластов. Так же, как монофильные зооиды, они имеют небольшую изменчивость, в результате чего являются основными видоспецифическими структурами при определении пресноводных мшанок (см. гл. 1). Кроме того, статобласти - единственные структуры, найденные Биноградовым (1969) в отложениях

поздней перми и нижнего мела юга Сибири и Монголии. Находки статобластов филактолемат в отложениях разных систем фанерозоя, отмечает автор, позволяет считать эту группу перспективной для уточнения стратиграфии и корреляции континентальных толщ.

Таким образом, учитывая столь обширное значение и применение статобластов, становится понятным издавна и до сих пор проявляемый интерес к этим структурам. Наибольшее число работ по пресноводной бризантологии посвящено именно изучению статобластов.

4.1. Роль статобластов как органов криптобиоза и вегетативной репродукции

Исследования многих авторов по влиянию различных факторов среды на прорастание статобластов показали их значительную адаптивную способность в широких пределах (Braem, 1890; Brooks, 1929; Brown, 1933; Marcus, 1934; Rogick, 1933, 1940, 1941; Oda, 1959, 1966, 1979, 1969, 1972; Mukai, 1974, 1977; Bushnell, Rao, 1974).

В настоящее время следует рассматривать статобласти мшанок в качестве специализированных структур, сформированных в процессе адаптационного генеза к экстремальным условиям внешней среды. Эти структуры имеют физиологические механизмы, способствующие переживанию неблагоприятных факторов среды в пассивном состоянии покоя аналогично покрытым водонепроницаемыми оболочками цистам беспозвоночных, спорам папоротников, мхов, галлам ряда червей и членистых, геммулям пресноводных губок, яйцам и личинкам членисто-хитинистых, гибернакулам морских мшанок.

Все многообразие эндогенного покоя – от спячки млекопитающих многолетнего покоя долгоживущих семян растений, спор, цист,

диапаузы членистоногих – относится к криптобиозу, для которого характерен физиологический (эндогенный) механизм в отличие от анабиоза, имеющего физический (экзогенный) механизм покоя и связанного с временной обратимой остановкой метаболизма. В основе криптобиоза организмов лежит подавление аэробного метаболизма эндогенными ингибиторами или переключение его на путь гликолиза. Так, интенсивность дыхания покоящихся спор по сравнению со свежими достигает 1/2000 (Halverson; O'Connorg, Doi, 1961 – цит. по Ушатинской, 1990). Известна единственная работа Oda (1959), в которой он сообщает, что 1 статобласт *L.carteri* потребляет 0,1 мл O_2 /час при 30°. Остается неизвестным, в состоянии покоя или спячки автором измерено потребление кислорода статобластами. Метаболизм статобластов в обоих состояниях абсолютно не изучен, но можно ожидать от них, как органов криптобиоза, гораздо меньшего обмена по сравнению с зооидами.

Известно, что с понижением метаболизма организмы приобретают значительную устойчивость к неблагоприятным воздействиям внешней среды, чем во время их активной жизнедеятельности. Особенно важной для статобластов, образование которых направлено на переживание опасностями низкой зимней температуры и потери воды, является устойчивость к низким температурам и высушиванию.

Жизнеспособность статобластов в зависимости от вида и условий хранения может сохраняться до 7 лет (Oda, 1959). Как видно из табл. I.4 статобласти *Phylactolaemata* наиболее жизнеспособны в низких температурах, чем в высоких. Устойчивость статобластов к низкой температуре гораздо выше известных значений для зооидов (-120° для первых и +5-7° для вторых). Устойчивость к высокой температуре для статобластов по сравнению с зооидами выше лишь в два раза. Устойчивость к высушиванию для статобластов также имеет большое

значение, так как она связана с расселением их по воздуху. Статобласти, высушенные при низких температурах, сохраняют большую жизнеспособность, чем высушенные при высоких.

Исходя из анализа литературных данных можно сделать вывод, что наилучший способ поддерживания жизнедеятельности статобластов длительное время для ведения лабораторной культуры - хранение в высшенном состоянии при температуре -5°C в холодильнике.

Таблица 14

Прорастание статобластов *Phylactolaemata* при
высушивании в условиях различных температур
(по лит. данным)

Вид	$t^{\circ}\text{C}$	длить- содержа- ния, сут	% прора- стания	автор
высушивание при отрицательной температуре				
<i>L.carteri</i>	-10°	700,0	14	Oda , 1969
<i>Pect.gelatinosa</i>	-20°	40,0	100	Mukai , 1974
<i>L.carteri</i>	-30°	165,0	22	Oda , 1969
<i>L.carteri</i>	-65°	0,020	00	- " -
высушивание при положительной температуре				
<i>Pect.magnifica</i>	-4°	1095,0	70	Oda , 1979
<i>P.casmiana</i>	5°	364,0	70	Bushnell, Rao , 1974
<i>L.carteri</i>	10°	1460,0	70	Rogick , 1941
<i>Pect.gelatinosa</i>	20°	3,0	30	Oda , 1979
<i>P.casmiana</i>	4°	3,0	0	-" -
<i>L.carteri</i>	64°	1,0	1	Oda , 1969

В состоянии криптофазы организмы постепенно стареют со скоростью, зависящей от интенсивности метаболизма. Об этом свидетельствует понижение всхожести семян растений, спор микроорганизмов

яиц различных животных и статобластов мицелия. Прорастание статобластов *Pect.gelatinosa* замороженными при -15° в течение 100 суток, как свидетельствует рис. 30, сначала прорастание до 40° , 400 суток - до 45° (Oda, 1961). Статобласти *Pect.magnifica*, замороженные при -15° в течение 300 суток, прорастали на 47° (Brown, 1963).

Таким образом сформированные у пресноводных мицелий специализированные формы криптобиозной жизни статобласти имеют широкие адаптивные возможности к различным факторам среды и выполняют тройную функцию: размножение, переживание во времени и распространение в пространстве. Возможна и четвертая функция - смешивание генофондов минувших поколений с настоящими от организмов, пребывающих в длительном криптобиозе или анабиозе в условиях вечной мерзлоты.

Жизнедеятельность организмов или структур, заблаговременно готовящихся к покоя, подавляется эндогенными механизмами, регулирующими метаболизм, а экзогенные факторы, против экстремальных воздействий которых и сформировался криптобиоз, участвуют в нем в качестве триггеров.

Общеизвестно, что основным таким сигнальным фактором является фотопериод и связанная с ним температура (Хмелева, 1963). В связи с этим у статобластов мицелия сформировалось два вида покоя, установленные Ода (1961): обligатный покой (истинная диапауза или спячка), имеющий эндогенный механизм, и факультативный покой экзогенной природы. Спящие статобласти не прорастут даже при оптимальных условиях, если не пройдут в состоянии покоя от нескольких недель до месяца. Статобласти в состоянии покоя прорастут при наличии всех необходимых для этого факторов (свет, температура, вода). Фотопериод влияет на выход статобластов из состояния диапаузы аналогично тому, как это показано для покоящихся яиц

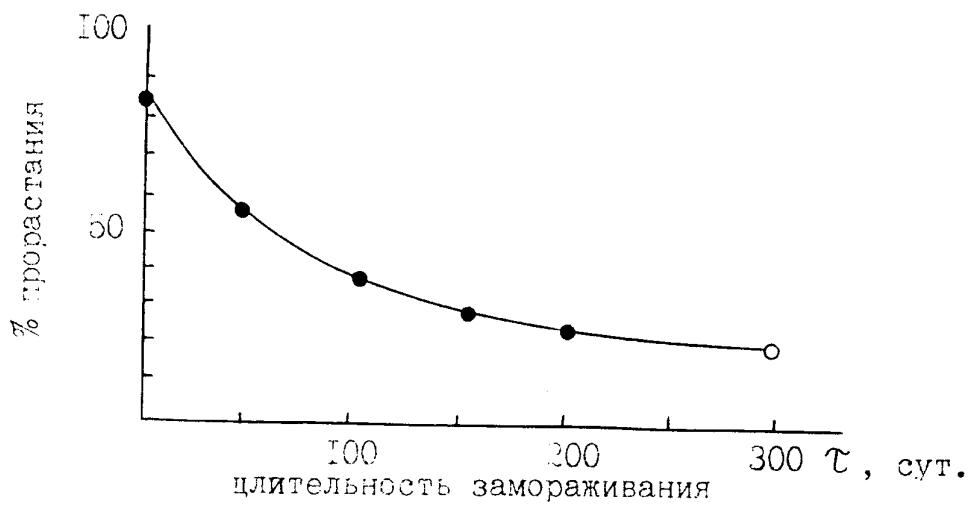


Рис.35. Прорастание статобластов в зависимости от длительности замораживания при $t = -10^{\circ}\text{C}$ (*Pect. gelatinosa*, по данным Oda, 1979) и $t = -120^{\circ}\text{C}$ (*Pect. magnifica*, по данным Brown, 1933)

● *Pect. gelatinosa*

○ *Pect. magnifica*

кладочер, артемии и щитней Shan, 1970; Sorgeloos, 1973; Takachi, 1975, 1977 - цит. по Хмелевой, 1988). Однако воздействия только фотопериода для этого не достаточно. Учитывая криптофизическое происхождение статобластов, направленное на переживание холодной температуры и высушивания, перед воздействием определенным фотопериодом с целью выведения статобластов из состояния покоя необходимо подсушить их при низкой температуре.

В настоящее время общеизвестно, что прорастание статобластов определяют фотопериод и температура. Влияние света на прорастание статобластов изучали многие авторы (Bergin et al., 1964; Brown, 1933; Oda, 1969; 1974, 1976, 1979, 1980; Mukai, 1974). Mukai (1974) содержал статобласти *Pect.gelatinosa* в разных фоторежимах при двух контрастных освещенностях 150 и 3000 люкс и установил, что при низкой освещенности высокий процент прорастания расширен во всем диапазоне фотопериода. Напротив, при высокой освещенности, начиная с режима 16С, прорастание подавляется (табл. 15).

В среднем интервале фоторежимов и освещенности <600 люкс Oda (1980) на статобластах *L.carteri* получил несколько меньший процент прорастания.

Oda (1980) действовал на статобласти *L.carteri* освещенностью 16000 люкс в течение различного времени и показал, что даже освещение в течение одной минуты дает 60% выклев, 5 минут и более до часа - 100%. В вариантах краткосрочного освещения (1 мин) различными мощностями света наиболее предпочтительной кажется низкая освещенность (рис. 36). Действуя на статобласти светом разной длины волн, Oda получил наибольший выклев на длинноволновом свете. Сhortкие фиолетовые и синие волны, а также ярко-красный свет ингибировали выклев. Аналогичные данные по влиянию света разной длины волн получил Mukai (1974) на статобластах *Pect.gelatinosa*.

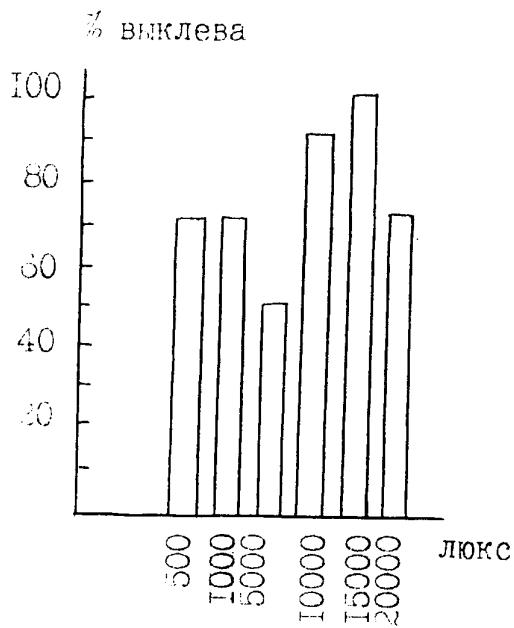


Рис.36. Влияние освещенности разной интенсивности на прорастание статобластов *L.carteri* ($t=20^{\circ}\text{C}$, по данным Oda , 1980)

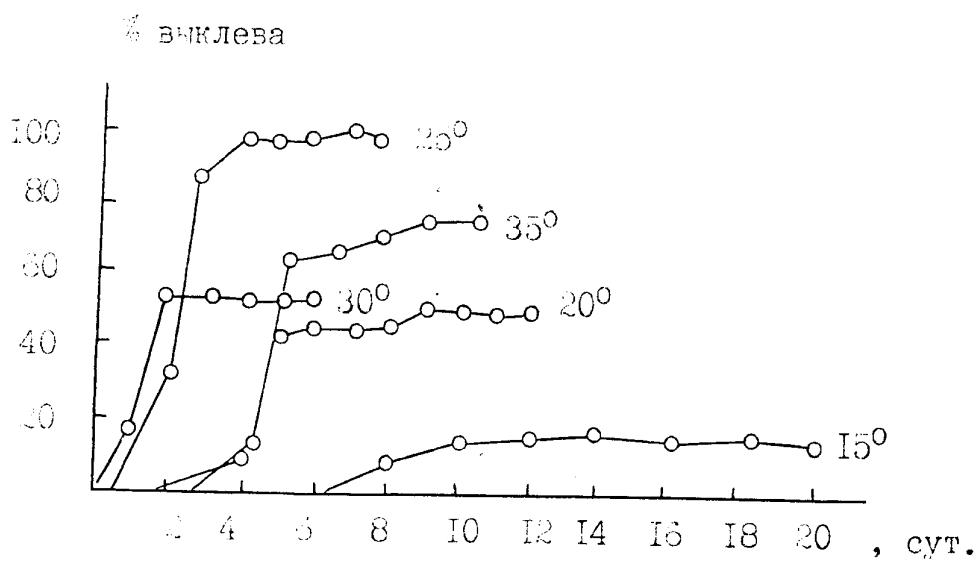


Рис.37. Выклев статобластов мшанки *Pect.gelatinosa* в градиенте температур (по данным Mukai, , 1974)

35° - по данным Oda (1979)

Таблица 15

Прорастание статобластов *Pect. gelatinosa* и *L. carteri* в разных режимах освещенности и фотопериода (по данным Mukai, 1974; Oda, 1969)

С : Т час	О С В Е Д Е Н Н О С Т Ы . (белый свет)		
	(t = 25°)		(t = 30°)
	Mukai, 1974	Oda, 1969	
	150 люкс	500 люкс	600 люкс
1:03	93	58	
4:26	56	57	
8:16	58	57	
10:14			70
12:14			50
14:10			30
16: 6	56	43	
20: 4	50	46	

Таким образом свет и в частности фотопериод является одним из основных факторов, влияющим на прорастание статобластов мшнок.

Выбор оптимальных режимов фотопериода и температуры для прорастания являются основными условиями успешного содержания лабораторной культуры мшнок.

Как известно, прорастание статобласта состоит из двух процессов: 1) прорастание - раскрытие створок и 2) эвагинация - выживание первого полилида. Процесс эвагинации является более восприимчивым к влиянию различных факторов, в частности, температуры.

Mukai (1974) и Oda (1969) показали, что наиболее благоприятной температурой для прорастания статобластов является 25°. несмотря на то, что при 30° и 35° процент вылева тоже высок, однако, вы-

III

сокая температура губительно действует на эвагинацию полипида (рис.57). Пределы прорастания статобластов достаточно велики ($5-35^{\circ}$), однако на краевых значениях температуры высокой скорости прорастания не наблюдается.

Таким образом, на основании анализа обширных литературных данных по влиянию различных факторов среды на прорастание статобластов выбраны оптимальные условия хранения репродуктивного материала пресноводных мшанок, выбран и отработан режим выведения статобластов из состояния покоя, на основании чего налажено культивирование животных при оптимальных температурных и световых условиях (см. методику).

Знание количественных закономерностей влияния световых и температурных условий на прорастание статобластов является необходимым условием выведения их из состояния покоя, хранения и длительного содержания лабораторной культуры мшанок, а также демонстрации широких адаптивных возможностей статобластов – органов вегетативной репродукции мшанок, функциональная роль которых заключается в размножении, сохранении во времени и в пространстве.

4... Морфометрическая характеристика статобластов из водоема-охладителя

В водоеме-охладителе Березовской ГРЭС мшанка *P. fungosa* образует плавающие блотобласть и прикрепленные сессобласти, назначение которых, как было сказано выше, – гарантировать сохранение яида в течение неблагоприятного времени года (рис.58). Периblast статобластов преобразован в плавучий поплавок, камеры которого заполнены воздухом или, как предполагает Mundy (1960), продуктами метаболизма блотобласта – CO_2 и азотом. Сессобласти (плавающие

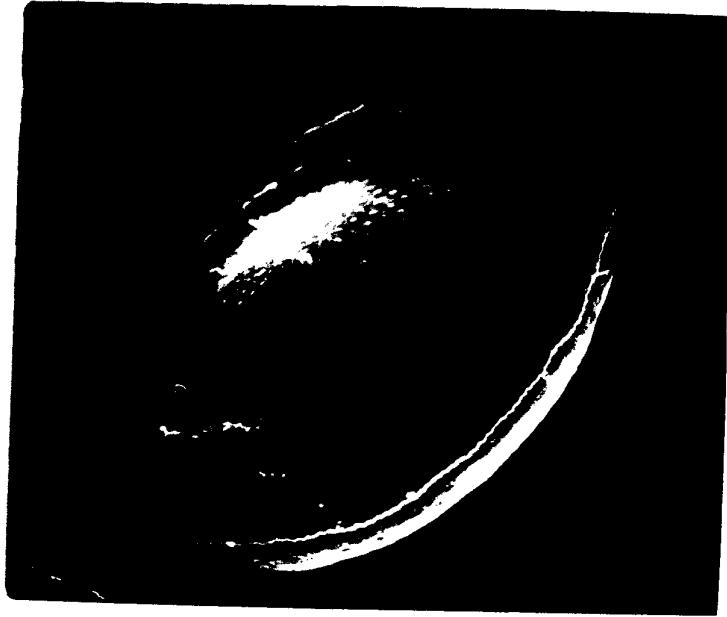


Рис. 38. плазмобласт - наиболее массовый вид органов вегетативной репродукции *R. fungosa*
(фото SCAN, увеличение 2000 раз)

статобласти) образуются в большом количестве. Функциональная роль их после дезинтеграции колонии заключается в распространении в воде и воздухе и обеспечении широкого рассеяния вида (стратегия экспансии по Raddum, 1961). Сессионные статобласти (сидящие статобласти) менее многочисленны, образуются не всеми видами и обеспечивают образование новых колоний на месте старой материнской (стратегия консерватизма). Черибласт сессионного статобласта уменьшен до тонкого ободка и не имеет флоттера.

Известно, что размеры статобластов в одинаковых условиях обладают небольшой изменчивостью, в результате чего их длину, ширину и подобные параметры капсулы, а также соотношения этих величин и микроархитектуру поверхности используют для идентификации мшанок. Однако, имеются сведения, что в разных экологических условиях параметры статобластов одного вида могут варьировать, например, под влиянием температуры.

Toriumi (1974) показал, что высокая температура может удлинять форму статобластов одного вида, в то время как более низкая — закруглять, соответственно, с уменьшением индекса L/B (табл. 16).

Таблица 16
Размеры флотобластов при выращивании *P. repens* в различных температурных условиях по (Toriumi, 1974)

$t^{\circ}\text{C}$	L, мм	B, мм	L/B	число определений
26°	0,361	0,326	1,14	35
23°	0,361	0,377	1,17	37
13°	0,361	0,332	1,17	31

Как видно из таблицы, при 13° статобласти имеют наибольшую загруженность и наименьший индекс L/V .

Мы изучили параметры длины и ширины флотобластов (L , B мкм), их капсулы (l , b , мкм), флоттера (pol, lat) и их пропорции (L/B , pol/lat) мшанки *P. fungosa* из теплого водоема-охладителя Березовской ГРЭС и холодной реки Шниссе.

Как видно из таблицы 17, сибирские флютоблемы более крупные и круглые, из водоема-охладителя мельче и более вытянутые, о чем свидетельствует несколько больший индекс L/B . Таким образом, наш вывод находится в соответствии с выводом Toriumi.

Таблица 17

параметры длины (L , l , мкм), ширины (B , b , мкм) флотобластов, капсулы и их пропорции (L/B , pol/lat) у мшанки *P. fungosa* из различных мест обитания

4.3. Длительность развития статобластов,
соматический и генеративный прирост
колонии мянки

Данные по пропушкии статобластов на зооидальном уровне весьма противоречивы. Bushnell (1966) сообщает, что один зооид р. *Fredericella* производит 1-4 статобласта. Зооиды некоторых видов р. *Plumatella* могут образовывать более 20 статобластов (Bushnell, 1966). По данным Mukai, Kobayashi (1968) наибольшая продукция флотобластов на 1 зооид - 17 экз., сессобластов - 6 экз. По нашим данным развивающаяся из статобласта при 25° на корме *Chlorella* в объеме 800 мл в течение 35 суток колония *P.fungosa* образовывала на 6 сутки небольшое количество флотобластов, на 15-е несколько меньшее число сессобластов (рис.39). Затем соматическая часть колонии в виде зооидов резко возросла с одновременным увеличением образования генеративных продуктов в виде флотобластов. На 35-е сутки мы наблюдали снижение соматического роста колонии, обусловленное прессом плотности зооидов, что, вероятно, смодулировало наступление неблагоприятных условий для колонии, вызвавшее увеличение числа флотобластов.

Количество сессобластов на протяжении жизни колонии было невелико. Wood (1973) показал на *P.repens* и *P.casmiana*, что за появлением сессобластов обычно следовала гибель зооидов. В опытах Mukai, Kobayashi (1968) многие зооиды производили сессобласти всю свою жизнь, некоторые - и те, и другие. В последнем случае зооиды производили небольшое количество сессобластов, затем большое количество флотобластов.

В наших опытах колония вначале производила флотобласти, при этом численность первых значительно возрастала, вторых изменялась

II6
N, экз.

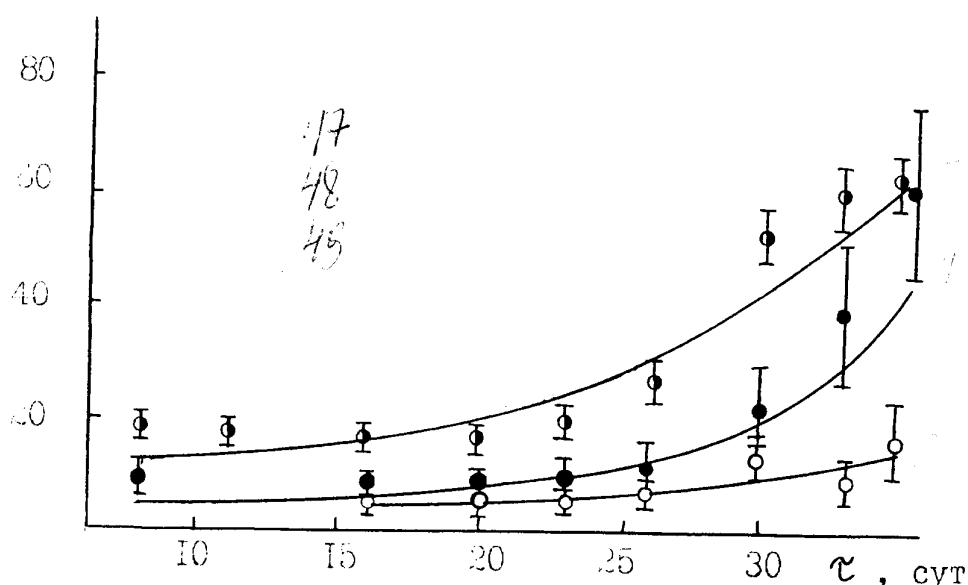


Рис.39. Рост численности зооидов, флотобластов и сессобластов в колонии мшанки *P. fungosa* в лабораторных условиях

- зооиды
- флотобласти
- сессобласти

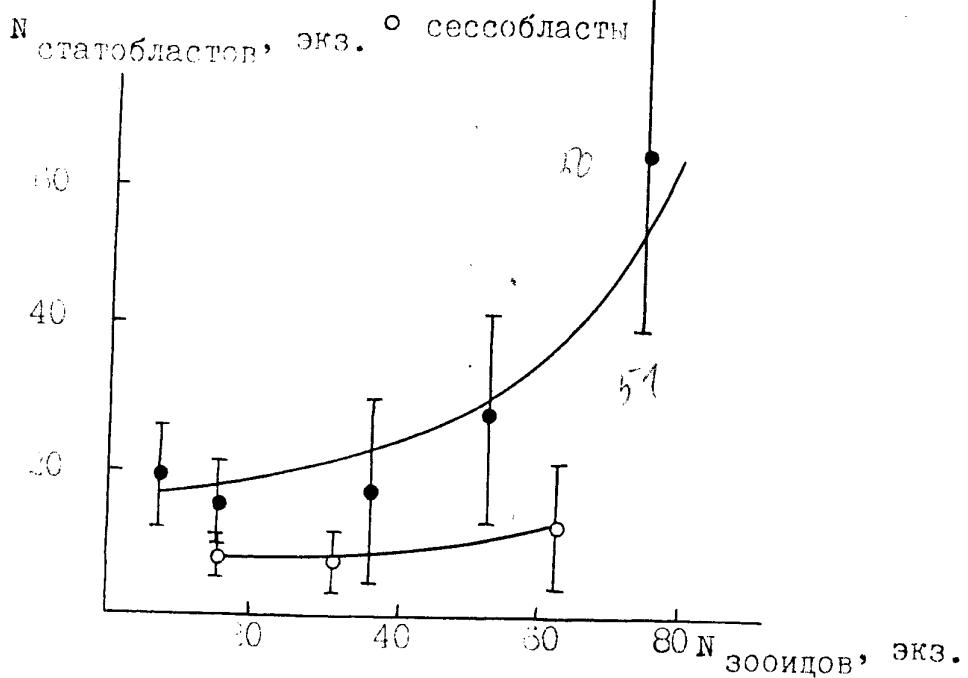


Рис.40. Зависимость количества статобластов от числа зооидов в колонии мшанки *P. fungosa*

- флотобласти
- сессобласти

мало. По эмпирическим данным, представленным на рис.30 и 40, были рассчитаны уравнения вида $y = ae^{bx}$ зависимости количества флотобластов (%), сессобластов (%), зооидов (%) от длительности роста колонии (T , сут) и зависимость количества флотобластов и сессобластов (%,%I) от числа зооидов в колонии мшанки (табл.18).

Процесс формирования флотобласта был описан гистологически (Braem, 1990; Oka, 1961; Kraepelin, 1959; Buddenbrook, 1970; Brieu, 1968; Mukai и Oda, 1967 и др.), гистохимически (Mukai, 1973), электронно-микроскопически (Tajima и Mukai, 1976; Terakado и Mukai, 1978). Формирование сессобласта было описано только гистологически (Mukai, 1962). Данные по длительности развития статобластов, влиянию на этот процесс различных биотических факторов, регуляция формирования и качественные соотношения флото- и сессобластов на зооидном и колониальном уровнях абсолютно не изучены, чем и вызваны наши специальные исследования.

Таблица 18

Параметры и статистические показатели в уравнениям

% 47-51 генеративно-соматических приростов в колонии мшанки

№	а	в	σ_x	σ_y	s_{xy}	t_g	количество опорений	
47	1,04	0,380	0,1	0,0	50,5	20,3	0,82	47
48	1,57	0,361	0,8	3,9	46,0	0,3	0,48	24
49	2,33	0,355	0,9	10,3	65,4	~9,0	0,51	54
50	1,2	0,313	27,3	0,7	70,0	20,5	0,60	33
51	0,16	0,384	0,9	1,0	20,1	35,0	0,62	22

Мы определяли длительность развития статобластов в лабораторных условиях, поскольку в полевых условиях водоема-околидителя это

сделать не представлялось возможным. Статобласти содержали в оптимальной температуре, при которой в водоеме-охладителе наблюдается их массовое образование (25°C).

Нами выделено 5 стадий формирования флото- и сессобластов, которые соответствуют таковым, выделенным Mukai, Kobayashi (1966), за исключением первой не рассматриваемой нами трущоразличимой зародышевой стадии (рис.41). Используя выделенные нами стадии развития и методику определения длительности развития флото- и сессобластов по ежедневно рисуемым схемам "дерева роста" колонии получено, что сессобласти растут быстрее флотобластов. Они имеют десинитивные размеры уже во 2-й стадии и созревают на 1,40 сут скорее флотобластов, имея среднюю длину 0,50 мм и ширину 0,35 мм (рис.42). Флотобласти развиваются на разных стадиях с одинаковой скоростью, имея длительность созревания 0,8 сут при средней длине 0,45 мм и ширине 0,31 мм (табл.19).

Таблица 19

Рост длины, ширины (L, B, мм) и длительность формирования (D_q , сут) статобластов мшанки на разных стадиях развития

стадия развития	флотобласти			сессобласти		
	L x B, мм	D_q , сут	кол-во операций	L x B, мм	D_q , сут	кол-во операций
I	0,25x0,25	0,07	14	0,33x0,33	0	2
II	0,31x0,25	1,30	13	0,47x0,34	0,30	10
III	0,41x0,28	2,54	13	0,50x0,36	1,11	12
IV	0,45x0,31	4,10	5	0,50x0,36	2,41	10
V	0,46x0,31	5,32	10	0,50x0,36	3,04	9

а

-  I стадия - молочная зрелость, перибласта нет
-  II стадия эпидермального диска - молочная зрелость, перибласт с молочным белым ободком
-  III стадия - перибласт белый, но плотнее II ст., капсула с коричневым ободком
-  IV стадия - дефинитивные размеры, перибласт средне-коричневый
-  V стадия - дефинитивные размеры, перибласт темный, флотобласт зрелый

б

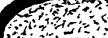
-  I стадия - молочная зрелость, перибласта нет
-  II стадия эпидермального диска - дефинитивные размеры, молочная зрелость, перибласт с молочным белым ободком
-  III стадия - дефинитивные размеры, капсула бледно-коричневая с коричневым ободком, перибласт белый
-  IV стадия - дефинитивные размеры, капсула средне-коричневая, перибласт коричневый
-  V стадия - зрелый сессобласт темно-коричневого цвета

Рис.41. Стадии развития статобластов мшанки

(а - флотобласт, б - сессобласт)

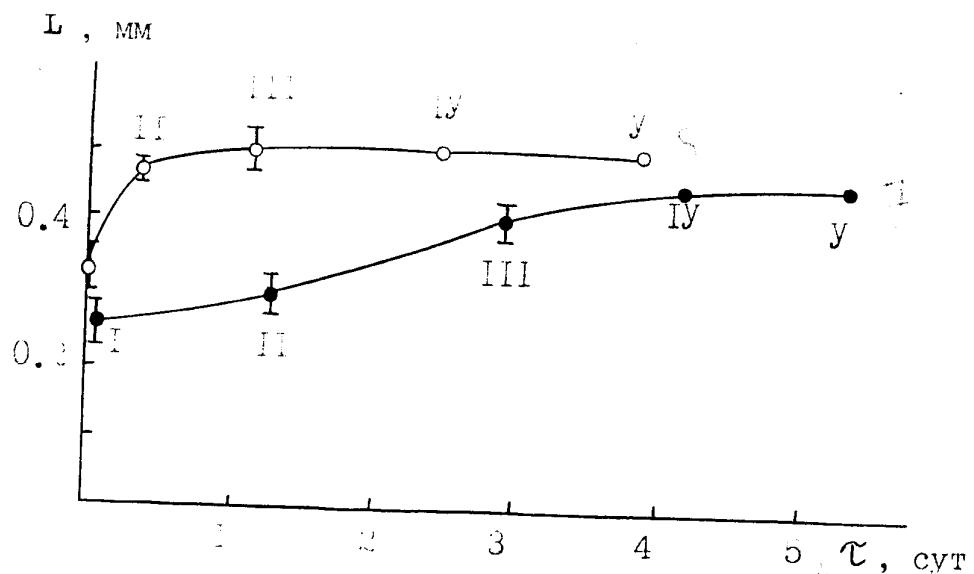


Рис.42. Рост длины статобластов мшанки *P. fungosa* на разных стадиях развития (I - Y)

● апотебласты

○ сессиобласты

По нашим данным, подтверждаемым Танакой и Мукаи, Kobayashi (1968), отличить флотобласт от сессобласта можно на II стадии эпидермального диска. Японские авторы показали, что секреция газом происходит на IV стадии и предположили, что, вероятно, это происходит за 20-30 минут путем распространения газа, вырабатываемого в одной камере, через поры в другие камеры.

По данным японских авторов колония из 140 зооидов мшанки *P. emarginata* произвела 741 флотобласт и 34 сессобласта в отношении 22:1. По нашим данным колония мшанки *P. fungosa* за период 30 суток численностью в среднем 61,2 зооида образовала 61,6 флотобластов и 14,67 сессобластов в отношении 4:1. Индексы генеративно-соматического роста, рассчитанные согласно Хмелевой (1968) по энергии, соотносятся как 1:1 для флотобластов и сессобластов соответственно.

Относительная плодовитость или индекс генеративно-соматического роста колонии за счет статобластов I-X типов составил по энергии 37%, что находится в пределах известных средних значений для других групп беспозвоночных.

Индекс репродуктивного усилия колонии, рассчитанной по формуле

$$R_e = \frac{P_g \text{ floto} + P_g \text{ sesso}}{(P_g \text{ floto} + P_g \text{ sesso}) + P_{\text{som}}} ,$$

суммируя генеративный прирост флотобластов и сессобластов, составил 0,27.

Таким образом, несмотря на превышающую в 4 раза численность флотобластов, генеративный прирост колонии по энергии за счет флотобластов эквивалентен таковому сессобластов, так как сухая масса последних в 3,6 раз больше, как было показано в главе 2.

Подобное энергетическое соответствие статобластов I-X типов объяснимо, вероятно, с позиций их различной функциональной роли. Поскольку роль флотобластов заключается в занятии видом возможно

большего пространства, они образуются меньшей массой в большом количестве. Роль сессобластов состоит в том, чтобы в будущем году обеспечить развитие колонии в том месте, где они прикреплены. Поскольку сессобласти находятся в более стабильных условиях, они имеют большие размеры и образуются в меньшем количестве по сравнению с плавающими флотобластами, из которых вероятно значительная доля погибнет, не найдя субстрата для прикрепления.

Таким образом, регуляция формирования и количество того или иного типа вегетативных генеративных продуктов в колонии мшанки связаны, вероятно, с различной функциональной ролью статобластов 2-х типов.

Также как неизвестен механизм регуляции формирования того или иного типа статобластов, до сих пор неизвестны механизм выбора колонией мшанки половой или вегетативной репродукции и факторы, индуцирующие тот или иной тип размножения. Mukai, Kobayashi (1968) отмечают, что как формирование сессобластов, так и гаметогенез встречаются в колонии редко.

В более ранних работах гораздо чаще сообщалось о половом размножении у пресноводных мшанок (Ламперт, 1990; Жадин, 1940, 1950; Клюге, 1996, 1949; и др.). Brown (1934) считает оба вида размножения альтернативными, так как яйца и статобласти могут производиться одновременно в одной колонии. Mukai (1969) сообщал о том, что вегетативной репродукции колонии *Pect.gelatinosa* предшествовал непродолжительный гаметогенез.

Тот факт, что в последние годы многие авторы сообщают о весьма продолжительной вегетативной репродукции (Brown, 1934; Mukai, 1974; Bushnell, 1966; Oda, 1959, 1960; Wood, 1973; Marcus, 1925; Dehdashti, Blinn, 1966) свидетельствуют о доминирующей роли этого способа размножения, в частности в теплых экосистемах.

Гаметогенез у пресноводных мшанок имеет явно второстепенное значение и, возможно, выполняет роль создания разнородности генетического материала.

Вполне вероятно, что в теплых водах мшанки используют более простой с преимущественным числом потомков, более экономически выгодный способ вегетативной репродукции в виде образования статобластов.

Р е з ѿ м е

На основании анализа обширного литературного материала впервые показано, что репродуктивные структуры мшанок вегетативного происхождения статобласти обладают специальными адаптивными механизмами, направленными на переживание видом неблагоприятных зимних условий.

Статобласти мшанок являются криптоизозными образованиями, сформированными в процессе адаптационного генеза к экстремальным условиям внешней среды и обладающими в связи с этим физиологическим эндогенным механизмом покоя. В связи с пониженным метаболизмом статобласти приобрели значительную устойчивость к различным факторам среды в широких пределах.

Показано, что воспроизведение мшанки в водоеме-охладителе осуществляется за счет образования органов вегетативной репродукции статобластов, функциональная роль которых заключается в размножении, сохранении во времени и распространении вида в пространстве.

Установлено, что мшанка *P. fungosa* в водоеме-охладителе образует два вида статобластов - неприкрепленные флотобласти и прикрепленные сессобласти. Для флотобластов характерна стратегия экс-

ианси - широкого расселения вида по воде за счет плавающих плодов и по воздуху с помощью различных животных. Для сессобластов характерна стратегия консерватизма - обеспечение образования новых колоний на месте старой материнской.

Показано, что сессобласти имеют большие размеры и созревают скорее флотобластов. Длительность формирования флотобластов составила при 25° 2,3 сут, сессобластов - 3,0 сут. Индекс генеративно-соматического роста колонии, рассчитанный по сумме двух видов статобластов, составил по энергии 37%, индекс репродуктивного усиления 0,47.

Глава 5. ОЦЕНКА РОЛИ МШАНКИ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ

Изучение функциональной роли животных в процессе превращения вещества и энергии имеет важное значение для определения степени их участия в круговороте органического вещества.

Особый интерес в этом отношении представляет оценка роли пресноводных мшанок в экосистемах, которая позволит изменить привычные представления об их небольшом значении в водоемах. Если морские мшанки в экологическом отношении изучены несколько лучше (Луканова, Солдатова, 1986; Солдатова, Луканова, 1987), то исследования пресноводных мшанок до сих пор традиционно имели фаунистическую направленность.

Сопряженный анализ параметров роста, обмена, размножения и динамики плотности популяций послужил основой для проведения расчетов и выявления особенностей распределения энергии в популяциях мшанки и некоторых доминирующих видов зообентоса водоема-охладителя.

5.1. Структура популяции

Исследование структуры популяции мшанки *P. fungosa* проводили в водоеме-охладителе Березовской ГРЭС в течение года. Пробы брали в месте массового развития мшанки - на железных pontонах в теплом канале водоема-охладителя, где условия существования животных были более стабильными. Биомасса мшанки достигала больших величин на садках для выращивания рыбы, установленных на железных pontонах, однако, садки часто очищали рабочие во избежание засорения дели и замора рыбы.

Формирование структуры популяции мшанки в теплом канале водоема-охладителя обусловлено влиянием температуры и фотопериода. В марте при температуре в теплом канале около 15°C прорастают осевшие флотобласти и сидячие сессобласти из прошлогодних колоний. Раньше обросты мшанки образуются в процессе линейного роста колоний, рассмотренного нами в главе 3. Затем по мере усложнения пространственной структуры образуются трехмерные обrostы толщиной 1,5–3 см, представляющие собой трехкомпонентное образование. Нижний неживой слой состоит из отмерших трубочек зооидов, верхний живой слой состоит из зооидов, продуцирующих генеративные продукты статобласти, которые накапливаются в трубочках нижнего слоя.

Максимальная биомасса по сухому веществу всего оброста на железных гонтонах может достигать $0,7 \text{ кг}/\text{м}^3$ при толщине 1,5–3 см (рис. 44). На садках для разведения рыбы биомасса мшанки достигает больших величин – $2\text{--}2,5 \text{ кг}/\text{м}^3$, обрастаая садки на глубину до 3 м.

По мере прорастания статобластов к концу мая численность и биомасса их в популяции мшанки снижаются до минимальных значений (рис. 43). Доля зооидов возрастает и достигает максимума в начале лета – $3,25 \cdot 10^6 \text{ экз}/\text{м}^2$ по численности, что составляет $0,12 \text{ кг}/\text{м}^2$ по биомассе.

В летний сезон высокой температуры, поднимающейся выше 30° , наблюдается угнетение роста колоний и некоторое уменьшение числа зооидов на площади 1 м^2 . Осенью при более низкой температуре наступает еще один пик численности зооидов. Однако уже в середине осени популяция мшанки начинает готовиться к зимним неблагоприятным условиям, образуя в небольшом количестве флотобласти. В сен-

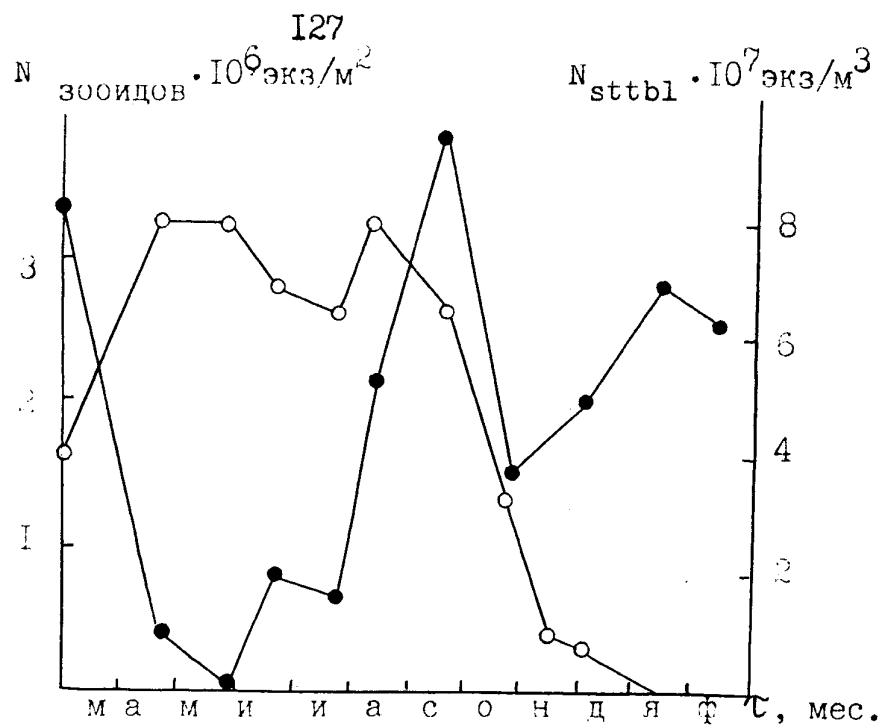


Рис.43. Среднегодовая динамика численности зооидов и статобластов *P.fungosa* в водоеме-охладителе

○ зооиды ● статобласти

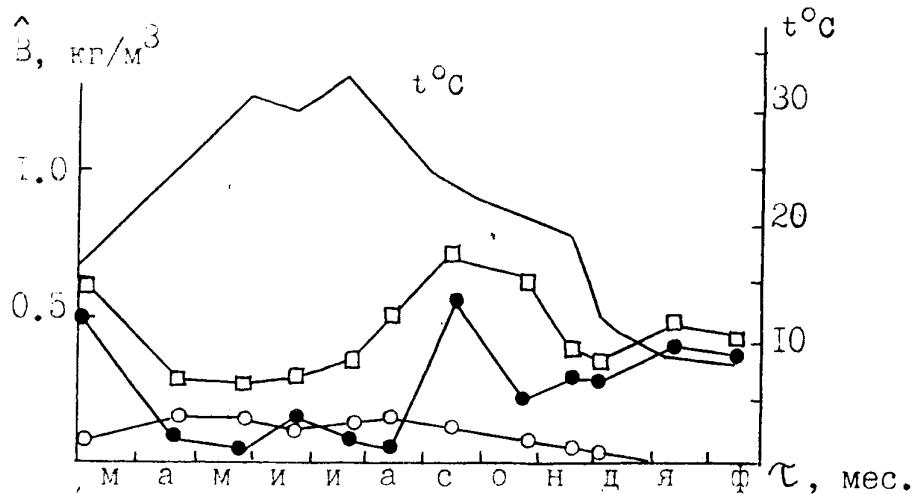


Рис.44. Среднегодовая динамика сухой биомассы обростов, зооидов и статобластов мшанки *P.fungosa* и температурный режим в водоеме-охладителе

□ весь оброст ○ зооиды ● статобласти

тябре процесс формирования статобластов достигает максимальных величин численности - $9,5 \cdot 10^7$ экз./м³.

По мере отмирания зооидов колонии дезинтегрируют, постепенно распространяя плавающие флотобласти. Дрейф статобластов по данным Виноградова (1990) может составлять до 12% от общего числа зоопланктеров и иметь численность 1178 экз./м² (в реке Самаре близ г.Бузулук). В связи с дрейфом статобластов численность их в материнских колониях осенью и зимой несколько снижается, но также сохраняет значительные величины - в среднем для осеннего и зимнего сезонов соответственно $6 \cdot 10^7$ и $6,6 \cdot 10^7$ экз./м³.

Доля зооидов от всего оброста составляет 28% весной, 30% летом, 10% осенью и 0,95% зимой, статобластов соответственно 8,44, 60 и 91%.

5.2. Поток энергии

Анализ энергетических превращений в популяциях животных занимает одно из основных мест в гидробиологических исследованиях. Если продукция гидробионтов представляет собой суммарный результат процессов соматического и генеративного роста, то рост в свою очередь является закономерным итогом обмена, который находится в неразрывной связи с так называемым энергетическим обменом (тратами на обмен). Поток энергии позволяет дифференцированно оценить долю энергии, затраченную колонией мшанки на рост, размножение и траты на обмен, а также судить об эффективность продукции. Сопоставление потока энергии через популяции мшанки за разные сезоны года позволяет оценить ее функциональную роль в процессе трансформации вещества и энергии в экосистеме водоема-

охладителя за вегетационный сезон.

На основании данных по динамике численности и биомассы популяции мышки, используя результаты исследований по росту, размножению и энергетическому обмену, нами были рассчитаны величины, характеризующие суточный поток энергии через весенне-, летнюю и зимнюю популяции мышки в водоеме-охладителе. Энергетические расчеты произведены для среднесезонной температуры, исходя из данных по скорости потребления кислорода зоидами мышки, рассчитанным по уравнению № 45, и представлены в таблице 20. Наряду с абсолютными величинами P_s , P_g , T , характеризующими поток энергии, в таблице представлены важнейшие популяционные характеристики: удельный поток энергии (A/B), коэффициент эффективности использования энергии на рост (K_2), суточные величины удельной продукции (C), коэффициенты эффективности соматического роста ($\frac{P_s}{A}$), размножения ($\frac{P_g}{A}$) и трат на обмен ($\frac{T}{A}$).

Из полученных данных видно, что абсолютные величины количественных показателей потока энергии через популяцию мышки в течение вегетационного сезона соответствует представленным в таблице 20 среднесезонным значениям численности и биомассы зоидов и статобластов мышки.

Сезонные особенности динамики численности и биомассы популяции мышки определяют распределение ассимилированной энергии на составляющие энергетического баланса. Поток энергии максимален осенью за счет генеративной продукции, когда численность и биомасса статобластов также максимальна. Популяция мышки за вегетационный сезон с марта по декабрь меняет стратегию роста: если весной и летом преобладает соматическая продукция, то начиная с середины лета происходит накопление статобластов и к концу се-