

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ

На правах рукописи
УДК:574.586+591.1:574.2/3(043.3)

МИХАЕВИЧ Татьяна Васильевна

ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИАНКИ
PLUMATELLA FUNGOSA ИЗ ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ
БЕРИЗОВСКОЙ ГРЭС

03.00.18 - гидробиология

диссертация
на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Н.Н.ХМЕЛЕВА

Минск 1990

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ	4
ГЛАВА I. Материал и методика	9
I.1. Методика культивирования мшанок	10
I.2. Определение длины, массы и выживаемости	II
I.3. Определение скорости фотосинтеза, дыхания, содержания хлорофилла "а" и сухого вещества в сестоне	15
I.4. Определение роста, дефекации, потребления кислорода и длительность развития статобластов	16
I.5. Структура популяции и баланс энергии	18
ГЛАВА 2. Краткая характеристика биологии пресноводных мшанок и условий обитания	24
2.1. Биология пресноводных мшанок	24
2.2. Распространение мшанок в зависимости от экологических условий	36
2.3. Условия обитания и биология <i>P. fungosa</i> в водоеме-охладителе	38
ГЛАВА 3. Зависимость дефекации, роста и дыхания мшанки от экологических факторов	57
3.1. Состав пищи и фотосинтетическая активность декальных пеллет мшанки	57
3.2. Температурная зависимость скорости дефекации	66
3.3. Влияние экологических факторов на рост мшанки	73
3.4. Рост мшанки при разных концентрациях сестона в градиенте температур	85
3.5. Температурная зависимость скорости потребления кислорода	93

3.6. Сравнительная оценка влияния температуры на процессы дефекации, роста и дыхания мшанки	96
ГЛАВА 4. Размножение пресноводных мшанок	I02
4.1. Роль статобластов как органов криптобиоза и вегетативной репродукции	I03
4.2. Морфометрическая характеристика статобластов из водоема-охладителя	III
4.3. Длительность развития статобластов, соматический и генеративный прирост колонии мшанки	I15
ГЛАВА 5. Оценка роли мшанки в водоеме-охладителе	I25
5.1. Структура популяции	I25
5.2. Поток энергии	I28
5.3. Сравнительная оценка трансформации энергии популяциями мшанки, остракоды и моллюска в летний период	I3I
5.4. Оценка седиментационной активности популяции мшанки в разные сезоны	I35
5.5. Практическое использование мшанок	I37
5.5.1. Мшанки как обрастатели и индикаторы чистоты воды	I37
5.5.2. Проблема искусственных рифов	I44
ВЫВОДЫ	I50
ЛИТЕРАТУРА	I53

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Комплексное и рациональное использование природных ресурсов в связи с непрерывным ростом числа ТЭС и увеличением объема подогретых вод, приобрело в настоящее время особую актуальность. Под влиянием многолетнего теплового пресса в водоемах-охладителях происходят резкие изменения гидрохимического и гидробиологического режимов. Наиболее важными последствиями теплового воздействия являются повышение температуры и усиление эвтрофикации. Действуя взаимосвязано, оба фактора приводят к замене аборигенных видов умеренных водоемов теплоловым комплексом организмов. Как правило, эвтрофикация водоемов сопровождается их "цветением" сине-зелеными слабо потребляемыми и часто токсичными водорослями. Выявление в этой связи роли всех потенциальных потребителей, способствующих переводению органического вещества сине-зеленых водорослей в детритные пищевые цепи, имеет большое практическое значение.

Выявление особенностей энергетических превращений у гидробионтов из подогретых водоемов имеет теоретическое и практическое значение в свете возможности более эффективного использования поступающего тепла в водоемы.

Важное звено в круговороте органического вещества экосистем подогретых водоемов составляют в настоящее время мшанки, которым до недавнего времени отводилась скромная роль в водоемах. Потребляя сине-зеленые водоросли и образуя скопления большой биомассы, мшанка создает биологический фильтр, способствующий улучшению экологической ситуации в теплых водах. Использование мшаночной биоты путем создания искусственных рифов можно рассматривать перспективным мероприятием, которое позволит увеличить площадь биологического

фильтра для изъятия взвеси из толщи воды и очищения водоема, образует новый биотоп для поселения различных коммерческих бентосных организмов, поднимает численность и биомассу бентоса и создает дополнительную кормовую базу для рыб.

До настоящего времени продукционных исследований пресноводных мшанок в подогретых водоемах не проводилось. Выполненные впервые в этом направлении исследования расширяют наши представления о продукционных процессах в подогретых экосистемах, а также позволяют создать основу для решения ряда задач, связанных с экологическим мониторингом и направленным формированием экосистем теплых вод.

ЦЕЛЬ РАБОТЫ. Установить количественные закономерности трансформации энергии популяциями мшанки на основе данных по росту, дефекации, дыханию, размножению, структуре популяции и дать оценку ее функциональной роли в водоеме-охладителе.

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Установить количественные закономерности скорости дефекации и потребления кислорода мшанки из водоема-охладителя в связи с температурой обитания;
2. Количественно оценить рост мшанки в зависимости от температурных и трофических условий обитания;
3. Определить соотношение соматического и генеративного прироста в колонии мшанки;
4. Определить поток энергии через популяции мшанки и провести сравнительный анализ эффективности трансформации энергии с популяциями массовых видов бентоса из водоема-охладителя.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА. Впервые дан анализ закономерностей роста

зоосида и колонии, скорости дефекации, скорости потребления кислорода мшанки из водоема-охладителя в широком градиенте температур и трофических условий. Впервые определена длительность развития органов вегетативной репродукции пресноводных мшанок (флотобластов и сессобластов) и соотношение соматического и генеративного прироста в колонии.

Установленные особенности начальных этапов роста колонии определяют трехмерность роста модулярного организма мшанки. Эффективность использования ассимилированной пищи на рост мшанки из водоема-охладителя достигает максимальных величин, известных для пойкилотермных животных. Показано, что оптимум роста в градиенте трофических и температурных условий сдвигается в область высоких температур при низких концентрациях пищи, а при высоких – в область нижней зоны температурной шкалы жизнедеятельности вида в условиях водоема-охладителя. Выявлено, что в отличие от унитарных организмов, модулярный организм мшанки на начальных этапах роста колонии при отсутствии неблагоприятных условий не имеет аллометрического ограничения питания и дыхания с увеличением массы, в связи с чем зависимости скорости дефекации и дыхания от массы колонии описаны линейной функцией.

Используя установленную температурную зависимость количественных закономерностей дефекации, охарактеризована функциональная роль мшанки как биофильтра водоема-охладителя в утилизации органического вещества сине-зеленых водорослей. С использованием полученных данных, характеризующих основные биологические функции, рассчитан поток энергии через популяцию мшанки в разные сезоны года.

Теоретическое и практическое значение. На основе обзора обширных литературных данных статобласти, как наиболее важные в сис-

тематическом отношении структуры мшанок и органы их вегетативной репродукции, рассматриваются с позиций криптобиоза. Сформированные у пресноводных мшанок специализированные формы криптобиозной жизни в виде статобластов имеют широкие адаптивные возможности к различным факторам среды и выполняют тройную функцию: размножение, переживание во времени и распространение в пространстве. Распространение мшанок в загрязненных водоемах в значительной степени обусловлено широкой адаптивной особенностью статобластов. Тест на присутствие филактолем возможен в качестве индикации чистой воды.

Знание экологии и биологии мшанки является необходимым при прогнозировании их развития как в целях борьбы с обрастаниями, так и при направленном формировании экосистемы теплых водоемов. На основе детальных исследований функциональной роли мшанки из водоема-охладителя получены данные, которые могут быть использованы для экологического мониторинга состояния тепловой экосистемы, для прогнозирования возможного влияния сброса подогретых вод на биологические процессы в водоемах-охладителях ГРЭС и АЭС. Полагаем весьма перспективным создание искусственных мшаночных рифов в благоприятных для массового развития филактолем водоемах.

Результаты исследований используются в лекциях по курсу беспозвоночных "мшанки" на биологическом факультете БГУ им. Ленина.

Полученные данные вошли в рекомендации для Института Атомэнергопроект "Использование выживаемости бентосных кормовых организмов и рыб в качестве тест-критерия при определении тепловой нагрузки на водоемы-охладители ТЭС и АЭС" и в рекомендации для управления рыбного хозяйства Литовской ССР "Оценка выживаемости наиболее массовых видов гидробионтов (беспозвоночные и рыбы) в теплых водоемах-охладителей ТЭС и АЭС".

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Результаты исследований доложены на I и IV конференциях молодых ученых АН БССР, Минск, 1982, 1986; У конференции молодых ученых Института Гидробиологии АН УССР, Киев, 1985; VII конференции молодых ученых ИВВ АН СССР, Борок, 1967; VII Всесоюзном коллоквиуме по ископаемым и современным мшанкам, Москва, 1986; XXI конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики, Клайпеда, 1987; I Всесоюзной конференции молодых ученых "Актуальные проблемы современной лимнологии", Ленинград, 1988; выездном заседании Научно-консультативного совета по рыбоводственному использованию теплых вод иктиологической комиссии, Белорусского отделения ВГО и Института зоологии АН БССР, Белоозерск, 1990.

Работа выполнена в рамках общего направления исследований лаборатории сравнительной гидроэкологии Института энтомологии АН БССР. Автор выражает свою глубокую признательность и благодарность научному руководителю ведущему научному сотруднику, доктору биологических наук Н.Н.Хмелевой за предложенную для исследования тему, постоянное внимание и поддержку в процессе исследований, большую помочь в работе над рукописью. Считая своим приятным долгом выразить благодарность моим коллегам кандидатам биологических наук И.Л.Нагорской, А.Н.Голубеву и В.М.Вайчорову, за ценные советы и замечания при выполнении исследования, всем сотрудникам лаборатории экспериментальной биологии БГУ им. Ленина Р.З.Ковалевской за совместную работу.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные и полевые исследования проведены в 1983 – 1989 гг. на базе водоема-охладителя Березовской ГРЭС (Брестская область, БССР) и в лабораторных условиях Института зоологии АН БССР. Исследования выполнены на доминирующем в зоопланктоне водоема-охладителя виде мшанки, определенном нами как *PLUMATELLA FUNGOSA* (PALLAS, 1768). Подтверждение определения вида произведено японским специалистом по филактолемам из университета Гунма Хидео Мукаи (1988).

Для анализа связей между питанием, энергетическим обменом, ростом и размножением животных исследовали следующие параметры:

1. Размерно-весовые характеристики и энергетическую ценность зоонидов, статобластов и фекальных пеллет.
2. Содержание хлорофилла "а", фотосинтеза, дыхания сестона и фекальных пеллет.
3. Численность зоонидов, фекальных пеллет и статобластов.
4. Скорость потребления кислорода зоонидами.
5. Среднегодовую динамику численности и биомассы зоонидов и статобластов.

Кроме этих показателей были использованы данные по численности и биомассе доминирующих видов фитопланктона из исследуемого водоема, выполненные сотрудником лаборатории экспериментальной экологии ВГУ им. Ленина Т.А.Макаревич. Калорийность корма, зоонидов, статобластов и фекалий определена сотрудником лаборатории сравнительной гидроэкологии Института зоологии Лавинко Т.И.

I.I. Методика культивирования мшанок

Поскольку изучение некоторых вопросов биологии мшанок невозможно в природных условиях, культивирование их является необходимым условием успешных исследований. Многие авторы считают мшанок труднокультивируемой группой животных. Успех бризозологических исследований во многом определяется именно владением методики ведения культуры. На основе обширных литературных данных по адаптационному репродуктивных структур мшанки в условиях влияния различных экологических, рассматриваемых нами в главе 4, факторов были выбраны оптимальные условия и разработана собственная методика культивирования мшанки в лаборатории.

Статобласти мшанки *P.fungosa* собирали в осенний сезон на водоеме-охладителе Березовской ГРЭС. Для сбора применяли большие емкости (например, полиэтиленовая ванна), в которой собранные отмершие колонии слегка растирали руками для высвобождения статобластов. Сконцентрированные по периметру емкости статобласти собирали шпателем в стеклянный бюкс. Материал постоянно хранили в холодильнике при $t=5-7^{\circ}\text{C}$. Хранение статобластов промороженными в течение 1 месяца является достаточным для прохождения ими диапаузы. После этого при наличии благоприятных условий для прорастания в любое время года можно прорастить лабораторную культуру мшанки. Необходимыми условиями для прорастания статобластов является благоприятная для их развития температура, свет и вода.

Статобласти рассевали кисточкой на предметные стекла, которые несколько штук помечали в чашки Петри. Для закрепления на предметных стеклах статобласти некоторое время подсушивали, затем заливали стерильной водой и термостатировали при $t=25^{\circ}\text{C}$. После освещенной мощностью 150 вт (фотопериод 8:16) статобласти про-

II

растали через 3-4 дня. Затем на предметном стекле оставляли I про-
росший статобласт с полипидом, который помещали в стакан с задан-
ным кормом.

В процессе культивирования *P. fungosa* мы столкнулись с проб-
лемой заселения колоний мшанки коловратками, яйца которых, веро-
ятно, были занесены в культуру вместе со статобластами из водоема-
охладителя. Коловратки *Philodina citrina*, *Colurella* sp., *Rotaria* sp.,
Leparella sp., *Mytilina* sp., *Lecane* sp., *Habrotrocha bidens*
поселялись вблизи лоффора зооида. Имея большую скорость размно-
жения, они могли за короткий срок погубить колонию. Во избежание
этого несколько раз в сутки удаляли яйца коловраток микропипеткой.
Соблюдение указанных выше условий и ежедневная смена воды и корма
гарантировали длительное содержание мшанки в лабораторных усло-
виях (рис. I). Кормом в наших условиях служил естественный сестон
из водоема-охладителя либо водоросль *Chlorella* в случае проведения
экспериментов в лаборатории Института зоологии.

1.2. Определение длины, массы и выживаемости

При обработке материала были использованы общепринятые в
гидробиологии методики ("Методы определения продукции водных жи-
вотных", 1968). Под бинокулярным микроскопом МБС-9 с помощью оку-
ляромикрометра производили измерения длины живых зооидов от их ба-
зальной части до края лоффора, длины и ширины статобластов, их
каспулы и длины фекалий. Согласно рис. 2 производили измерение
длины статобласта (L_s) и длины каспулы центральной и дорзальной
(L_k), ширины статобласта (B_s) и ширины каспулы центральной и дор-
зальной (b_k), полярной (pol) и латеральной (lat) ширины плаватель-
ного кольца. Полученные размеры применяли для вычисления общепри-
нятого определение видов коловраток было выполнено д.б.н. Г.А. Галковской



Рис. I . Колония мшанки *P.fungosa* , выращенная в лаборатории

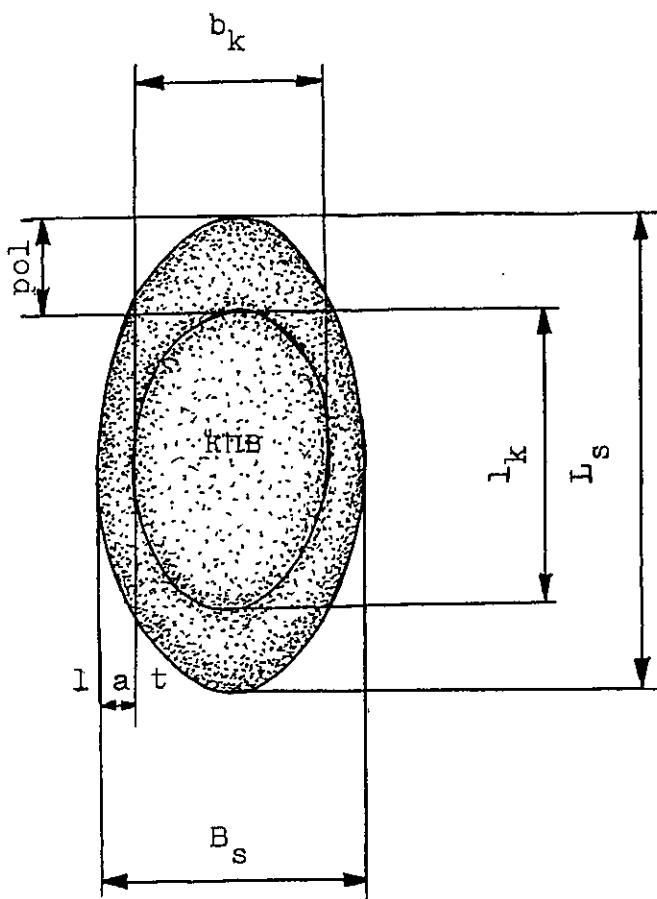


Рис.2. Схема измерения соотношений длины и ширины статобластов

L_s, l_k - длина статобласта и капсулы

B_s, b_k - ширина статобласта и капсулы

КПВ - капсулный периblast вентральный

пол - полярная ширина плавательного кольца

lat - латеральная ширина плавательного

кольца

нятых в бриохнологической таксономии и предложенных Lacourt (1963) индексов соотношения длины и ширины статобластов: L_s/B_s – отношение длины статобласта к его ширине, l_k/b_k – отношение длины капсулы вентральной и дорзальной к ее ширине, pol/lat – индекс плавательного кольца. Для определения сухой и сырой массы зоониды отрывали с помощью препаратальных игл от колонии и просчитывали под бинокуляром. В связи с сильной обводненностью (до 90%) зоонидов навеску слегка обсушивали на фильтровальной бумаге во избежание потери зоонидальной жидкости. Флотобласти просчитывали под бинокуляром по 50–250 экземпляров, сессобласти по 5–60 экз. Навеску статобластов обсушивали до исчезновения на фильтровальной бумаге мокрого пятна. Выметанные мшанкой фекальные пеллеты отбирали пипеткой, просчитывали, удаляли микролипеткой воду, переносили навеску на фильтровальную бумагу, где слегка обсушивали. При определении сырой массы обросты мшанки тщательно обсушивали на фильтровальной бумаге, так как в отмерших колониях скапливалась вода. Сухую массу определяли после доведения проб до постоянного веса в сушильном шкафу типа 2В-151 при температуре 60°С. Взвешивание чашек с пробами на весах ВЛМ-1г производилось после их охлаждения в склянкаторе над CaCl_2 . Калорийность зоонидов, статобластов, сестона и фекальных пеллет определяли методом мокрого сжигания в модифицированной А.П.Остапени (Методы..., 1966).

Объем оброста определяли исходя из того, что он представляет собой параллелепипед со сторонами a, b и высотой h , умножая эти величины. Площадь оброста находили, умножая стороны колонии a на b . Плотность зоонид определяли методом их подсчета на пробных участках под бинокуляром, затем делали пересчет на m^2 .

Погибаемость зоонид находили по LD_{50} , определяемую периодом (временем) гибели 50% выборки, в градиенте температур 31–39° в

острых опытах, поднимая температуру за 10-30 минут. Количество животных в опытах составляло 38-185 экз. Летальным исходом считали потерю животным чувствительности (отсутствие реакции лобофора на механическое раздражение).

1.3. Определение фотосинтеза, содержания хлорофилла "а" и сухого вещества в сестоне

Скорость фотосинтеза ($\Phi, \text{мг } O_2/\text{л}\cdot\text{час}$) определяли скляночным методом в кислородной модификации. Валовую первичную продукцию получали по разнице содержания кислорода в светлой и темной склянках после экспозиции 4-5 часов в природных условиях. Дыхание определяли по разнице содержания кислорода в темной и исходной склянках (деструкция), чистую первичную продукцию определяли по разнице между валовым фотосинтезом и деструкцией (Бульон, 1983). Определение растворенного в воде кислорода производили общепринятым методом Винклера (Винберг, 1960). Хлорофилл "а" определяли стандартным спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах. Количество хлорофилла "а" без учета феогигментов рассчитывали по уравнению, принятому ИНЕСКО (Report of SCOR - UNESCO ..., 1966):

$$C_{\text{хл}} = (II.64 E_{663} - 2.16 E_{645} - 0.11 E_{630}) \frac{V}{v \cdot l}, \quad (I)$$

$C_{\text{хл}}$ — концентрация хлорофилла "а", $\text{мг}/\text{м}^3$, V — объем экстракта, v — объем пробы воды, л, l — длина светового пути в экстракте, см.

Содержание сухого вещества сестона определяли гравиметрическими муклеопоровых фильтрах диаметром 1,5 мм.

I.4. Определение роста, дефекации, потребления кислорода и длительности развития статобластов

Исследование роста мшанки проводили в лабораторных условиях на полевой базе водоема-охладителя Березовской ГРЭС, используя естественный сестон в качестве корма животных в 4-х концентрациях - 1К, 2К, 0.5К, 0.25К, что соответствовало в среднем 35, 70, 17.5 и 8.8 мг сухого вещества сестона в литре. Концентрация 1К соответствовала содержанию сухого вещества в литре (35мг) в летнее время во время проведения опытов по росту, скорости дефекации и потребления кислорода. Зоиды выращивали из статобласта. Смену воды производили 1 раз в сутки. Животных содержали в стаканах объемом 500 мл, которые помещали в емкости с терморегулятором. Начальный этап роста колонии мшанки из статобласта прослежен в градиенте температур, в которых животные реально обитают в водоеме-охладителе - 15°-20°-25°-30°-33°.

Естественный сестон центрифугировали. В камере Фукса-Розенфеля по доминирующим видам сине-зеленых водорослей определяли его концентрацию (млн кл/мл) по формуле

$$C_{культуры} = 4d \cdot 1250, \quad (2)$$

где d - сумма клеток водорослей на 4х диагоналях камеры.

$$\text{Формуле } v_{культуры} = \frac{v_{необх.}}{C_{культуры}} \cdot C_{необх.}, \quad (3)$$

v культуры - необходимый объем культуры, мл, v необх. - объем

необходимой концентрации, C необх. - необходимая нам концентрация,

культуры - концентрация культуры,

или необходимый объем сгущенного сестона, который соответствует разбавлением доводили до концентрации 2К. Концентрации 0.25К получали разбавлением естественного сестона 1К в 2 и

На всех 4-х концентрациях проведено определение количества

сухого вещества в питре с помощью отсадки задаваемой концентрации объемом 40 мл в воронку обратным насосом на тарированных нуклеофильтрах с последующим их взвешиванием.

Рост колонии изучали, просчитывая ежедневно количество зоондов.

Скорость дефекации зоондов определяли в летний сезон в лабораторных условиях в градиенте температур $15-20-25-30-33-35^{\circ}\text{C}$. Колонии мшанки брали из системы водоема-охладителя в градиенте температур. Для опытов при высокой температуре - из теплого канала ($t=35^{\circ}$), для опытов при низкой температуре - из водоема-охладителя озера Белое ($t=5^{\circ}\text{C}$). Участок колонии нарезали лезвием, просчитывали под бинокуляром количество зоондов. Отрезанные колонии прикрепляли к предметным стеклам, которые ставили под углом таким образом, чтобы во время опыта колония не засорялась фекальными полетами. Стакине с колониями помешали в емкости, в которых с помощью терморегуляторов поддерживалась необходимая температура. Перед опытами в течение 6 часов колонии мшанок акклиматизировали к задаваемым температурам. Более длительный период акклиматизации, как показал опыт, нецелесообразен, так как мшанки могли погибнуть.

Опыты по определению скорости дефекации проводились в течение 6 часов. Каждые полчаса из опытных стаканов удаляли и просчитывали выделенные мшанками фекалии, меняли в стаканах воду на свежую из теплого канала, предварительно доведенную до задаваемой температуры.

Скорость потребления кислорода зоондами мшанки определяли в I период в лабораторных условиях в градиенте температур $15^{\circ}-20^{\circ}-25^{\circ}-30^{\circ}-33^{\circ}-35^{\circ}$. Методика подготовки животных к опыту одна предыдущей. После акклиматизации животных к задаваемым температурам в течение 6 часов, во время которых животные пита-

лись, зооиды выдерживали без пищи для освобождения кишечника. Так как колонии мшанок имеют обильную населяющую их биоту, во избежание ошибок при определении дыхания перед опытами было проведено очищение колоний от сопутствующих организмов с помощью пинцета и препаратальной иглы.

Скорость потребления кислорода измеряли методом замкнутых сосудов в малых объемах с последующим определением растворенного кислорода по Винклеру (Строганов, 1962). Для расчета интенсивности процесса дыхания производили оценку потребляемого кислорода на единицу сырой массы колонии мшанки за единицу времени.

Длительность развития статобластов и соотношение прироста флотобластов и сессобластов в колонии мшанки изучали в лабораторных условиях Института зоологии. Зооиды выращивали из статобластов при $t = 20^{\circ}\text{C}$ на корме *Chlorella* и содержали в термостате ТС-60. Для определения стадий развития статобластов ежедневно зарисовывали схему роста колонии (рис.3). Ежедневно просчитывали под бинокуляром количество зооидов, флотобластов и сессобластов. Время съемки данных совпадало со сменой норма в стаканах. Несколько раз в сутки микропипеткой в колониях производилось удаление яиц колонисток во избежание поселения их на лоофоре мшанки, что могло привести к гибели колонии.

1.5. Структура популяции и баланс энергии

Пробы для определения структуры популяции брались в местах массового развития колонии мшанки - на понтонах с рыбными садками, установленными в теплом канале системы водоснабжения. Для сбора колоний применяли скребковую рамку площадью 25 см^2 . Интервал отбора проб соответствовал 30 суткам.

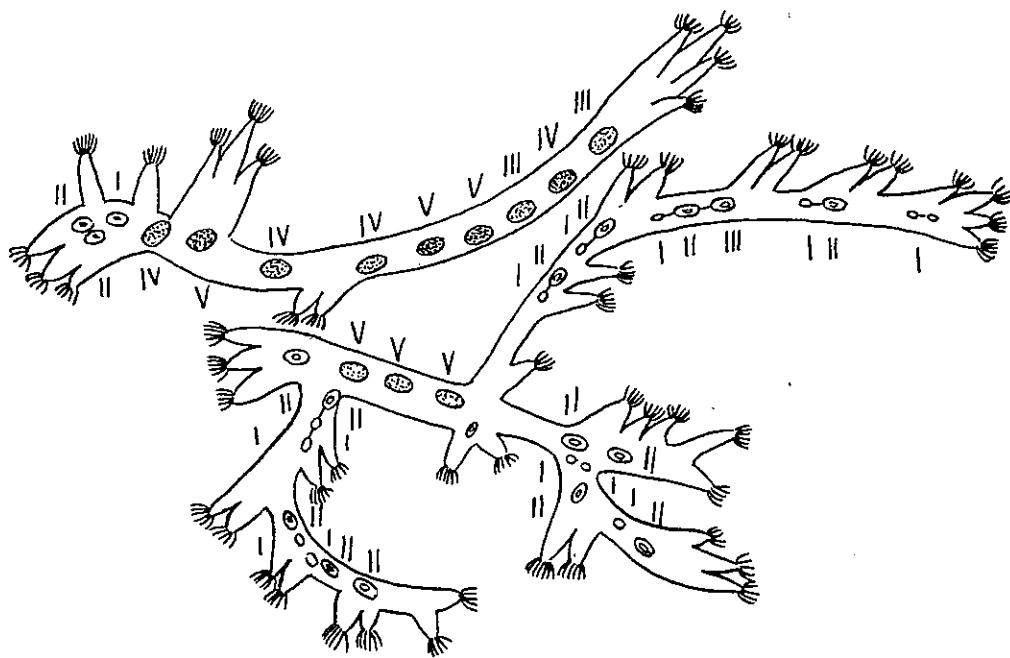


Рис.3. Схема роста колонии мшанки *P.fungosa*
для определения стадий развития статобластов

◎ Флотобласти

■ Сессионные

(римские цифры - стадии развития статобластов)

На каждую дату взятия пробы находили площадь обрости живых зооидов, сырью и сухую массу обрости. Затем по полученному уравнению делали перерасчет численности зооидов на m^2 . Из каждой пробы вырезали стандартные объемы, в которых под бинокуляром в 5 повторностях просчитывали количество статобластов. Затем делали перерасчет количества статобластов на 1 m^3 при средней высоте обрости 3 см. Поскольку в основном колонии мшанки представлены мономорфическими зооидами и статобластами, определив эмпирическим путем их сырью, сухую массу и их соотношение, делали перерасчет биомассы на m^2 по сырой и сухой массе зооидов и статобластов (B , кг) и энергетическому эквиваленту (B' , ккал). Расчет элементов энергетического баланса популяции мшанки основан на использовании данных по структуре популяции в течение года с привлечением скоростей роста, дефекации, дыхания и длительности образования генеративных продуктов, определенных нами экспериментально с учетом влияния температуры. Необходимые температурные поправки получены в результате собственных исследований зависимости скорости процесса от температуры.

Суточную соматическую продукцию (P_s) определяли как произведение скорости роста колонии на среднюю биомассу (B) популяции и по сухой массе:

$$P_s = C_{sw} \cdot B \quad (4)$$

Соматическую продукцию (P_g) рассчитали, исходя из скорости генеративного роста популяции (P_{ov} , количество статобластов/зооид/сут), определенную для каждой даты взятия пробы по формуле

$$P_{ov} = \frac{N \text{ статобластов}}{N \text{ зооидов} \cdot T} \quad (5)$$

Извелили по формуле:

$$\frac{P_{ov} \cdot N \text{ статобластов} \cdot W \text{ статобласта} \cdot C}{D_q \text{ статобласта}}, \quad (6)$$

где \hat{W} - сухая масса статобласта, мг, C - его удельная энергоемкость, кал/мг сухой массы, D_q - длительность образования статобласта, сут.

Траты на дыхание рассчитывали по скорости потребления кислорода с использованием пересчетного оксикалорийного коэффициента 4,86 кал/мл O_2 , умножая эти величины на численность зооидов для каждой даты взятия пробы.

Поток энергии в популяции мшанки оценивали по формуле

$$A = P_s + P_g + T \quad (7)$$

Исследования количественных закономерностей дефекации, роста и энергетического обмена проведены параллельно при одних и тех же естественных температурных и трофических условиях водоема-охладителя. Исключение составляют по размножению мшанки, выполненные опыты при $t=25^{\circ}$ и корме Chlorella.

Расчет коэффициента эффективности использования ассимилированной пищи на соматический рост ($K_a = \frac{B}{P_s+A}$) проводили по интегральным величинам трат на обмен и прирост. Эффективность генеративного роста не оценивали, т.к. в данном случае это было бы не корректным по причине накопления генеративных продуктов в зимних обростах, которые мы назвали "генеративным депо". Все экспериментальные данные обработаны статистически. Для составления средне-статистических показателей экспериментальных выборок оценку достоверности различий производили при 95% уровне значимости.

Полученные в процессе исследований зависимости в большинстве случаев представлены в виде уравнений, для каждого из которых проведена статистическая оценка основных параметров с помощью пакета программ на компьютере ДВК-3.

В диссертации использованы следующие основные термины и обозначения:

- L – длина тела зооида, статобласта, мм
 L_s – длина статобласта, мкм
 B_s – ширина статобласта, мкм
 l_k – длина капсулы статобласта
 b_k – ширина капсулы статобласта
 L_s / B_s – отношение длины статобласта к его ширине
 l_k / b_k – отношение длины капсулы к ее ширине
 pol/lat – индекс плавательного кольца
 pol – полярная ширина плавательного кольца
 lat – латеральная ширина кольца
 W – сырья масса тела, мг
 V – сухая масса тела, мг
 S – калорийность, кал/мг сухого вещества
 E – энергетический эквивалент массы тела, кал/экз
 V_d – скорость дефекации, число фекалий/зооид · час
 R – скорость потребления кислорода, мкл O_2 /зооид · час
 R/V – интенсивность дыхания колоний, мкл O_2 /мг · час
 T – краты энергии на дыхание, ккал/ m^2
 C_N – удельная скорость роста численности зооидов, сут⁻¹
 C_S – удельная скорость соматического роста по сухой массе
 сут⁻¹
 G – соматическая продукция, ккал/ m^2 · сут
 G_V – скорость генеративного роста, количество статобластов/
 сутки
 G_G – генеративная продукция, ккал/ m^2 · сут
 E – энергия, ккал/ m^2 · сут
 η – коэффициент эффективности использования усвоенной пищи
 $(\text{мес}, \text{сутки}, \text{месяц})$

t - температура, $^{\circ}\text{C}$

N - численность зооидов, статобластов, фекалий, экземпляры

B - биомасса зооидов, статобластов или фекалий, $\text{кг}/\text{м}^2$, $\text{кал}/\text{м}^2$

S - удельная продукция, сут^{-1}

LD_{50} - время 50% выживания, час

D_q - длительность образования статобласти, сут

$C_{культуры}$ - концентрация культуры, млн кл./мл

$v_{культуры}$ - необходимый объем культуры, мл

ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННОЙ РАБОТЫ, СИМВОЛЫ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

Вид определений	Количество определений
Размер, сырая и сухая масса зооидов, флотобластов, сессобластов, фекалий и обростов	1002
Скорость дефекации	397
Скорость потребления кислорода	87
От численности зооидов и статобластов	678
Суточный рост зооидов	307
Активность развития статобластов	98
Удивляемость	104
Биосинтез, дыхание, содержание влаги, влага и сухого вещества в зооидах	156
ВСЕГО: 2829	

Глава 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МШАНОК И УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

2.1. Биология пресноводных мшанок

Мшанок объединяют в тип *Bryozoa* (Ehrenberg), который делит на два класса — пресноводные покрыточные (*Phylactolaemata*, Allman) и морские голоторые (*Gymnolaemata*, Allman) (Абрикосов, 1950). Мшанки преимущественно морские животные: современных видов около 4000, ископаемых еще больше. В классе *Phylactolaemata* выделяют отряд гребенчатых мшанок (*Cristatella*) и пухоподобных (*Plumatella*). Пресноводные мшанки насчитывают 50 видов. В СССР встречается 26 форм, которые включают 17 видов и 9 разновидностей (Клюге, 1949). Изучение фауны мшанок в России начато в конце 19 века (Коротнев, 1889; Клюге, 1896; Ламперт, 1900; Рейнгард, 1881; Гольдов, 1889). По фауне Белоруссии до 1966 г. не^т ни одного сообщения. До настоящего времени не известен список видов мшанок Белоруссии, но можно ожидать, что он будет близок фауне Польши и Украины. Для фауны Украины известно 7 видов пресноводных мшанок — *Plumatella fungosa*, *P. repens*, *P. emarginata*, *P. fruticosa*, *Fredericella sultana*, *Cristatella mucedo*, *Lophopus crystallinus* (Лакур, 1963). Для фауны Польши Конораска, Сымалковская (1980) приводят те же 7 видов, но вместо последнего — *Paludicella artificiosa*. Кржисик (1924) отмечает 8 видов, включая два последних. Тот же список видов для Польши приводит Лакур (1968). Для фауны Европы указано 13 видов (Ильиц, 1911). Род *Plumatella* и род *Cristatella* являются наиболее часто встречающимися в Белоруссии. Конораска и Сымалковская (1980) указывают, что наиболее многочисленными в пробах из реки Пилицы были *P. repens* (43%) и *C. mucedo* (24,7%). Эти виды также наиболее многочисленны в Европе.

ропе (Lacourt, 1968).

До недавнего времени в СССР исследования мшанок имели фаунистическую направленность (Абрикосов, 1925 а, б; 1927 а, б, в; 1936; 1950; 1955; 1959 а, б; 1961; 1969; Шахановская, 1931; Жадин, 1940, 1950; Клюге, 1949; Лепнева, 1950; Марковский, 1955; Хейсин, 1962; Виноградов, 1980, 1982 а, б; 1986 а, б; 1987; 1989; 1990; Яровенко и др., 1989; Лебедева, Кривенко, 1986; Лебедев, 1986). Однако в последнее время в связи с антропогенным воздействием тепловых и атомных станций мшанки широко расселяются в водоемах с изменявшимися условиями, численность и биомасса их значительно возросли. По этой причине в последние годы появились эколого-энергетические работы, касающиеся выяснения функциональной роли мшанок в экосистемах водоемов (Брайко, 1983; Протасов, 1979; Кафтаникова, Протасов, 1981; Протасов, Афанасьев, 1986). Работа Хмелевой, Мухина (1986) положила начало систематическим эколого-энергетическим исследованиям мшанок в Белоруссии, которые в дальнейшем были продолжены Михаевич (1986; 1987; 1988 а, б и др.). Fauna мшанок БССР, экологические границы жизнедеятельности филактолем, количественно-качественные характеристики питания, роста, дыхания, размножения и в связи с этим процессы с факторами среди до сих пор были абсолютно не изучены.

Введение клональных организмов, к числу которых в свете последних представлений (Hughes, Hughes 1986; Бигон и др. 1990) относят и колониальные мшанки, имеет свои особенности. В отличие от многоклеточных модулярных организмов состоят из наборов конструктивных модулей, число которых чрезвычайно изменчиво и в которых особенно сильное влияние оказывает окружающая среда. Наряду с гидроидами, губками, кораллами, колониальными водорослями, а также большинством простейших, грибов и расте-

ний составляют в числе 19 типов многочисленную группу модульных организмов. Если у растений основной конструктивный модуль лист, то у мшанки - это зооид или полипид.

В отношении унитарных организмов понятие особь вполне ясно. В отношении модулярных организмов в настоящее время понятие особь, индивид окончательно не определено. Применительно к мшанкам разные авторы называют особью как целую колонию, так и отдельные зооиды. Не забывая о том, что все зооиды в колонии мшанки являются взаимосвязанными, не следует исключать и факт, что отдельный зооид является функциональной единицей интегрального организма колонии, выполняющий основные биологические функции - питание, движение, рост и размножение. С учетом этого, вероятно, разумнее пользоваться термином "генет", предложенным Kays, Harper (1974) (цит. по Бигон, Харпер, 1990), который означает, что "генетический индивидуум" иначе говоря колония у мшанок - это все то, что развивалось из одной зиготы или статобласта в случае вегетативной пропордукции у мшанок. Однако, в природных условиях бывает затруднительно выделить отдельные "генеты" мшанок, так как можно установить, из скольких статобластов сформирована данная колония, особенно при бурном росте мшанок в теплых водах. В этом гораздо большую пользу принесет изучение экологии и физиологии отдельных модулей. По этой причине модулярные организмы можно изучать на двух взаимодействующих уровнях - уровне зооида (зооида) и уровне генета (колонии). Данными соображениями руководились в нашей работе.

Ложимания особенностей функционирования организма мшанки остановимся на анатомо-морфологическом описании мшанки. Мшанка состоит из отдельных особей, называемых зооидами (Smitt, 1867). Зооид состоит из цистида, внутри которого разме-

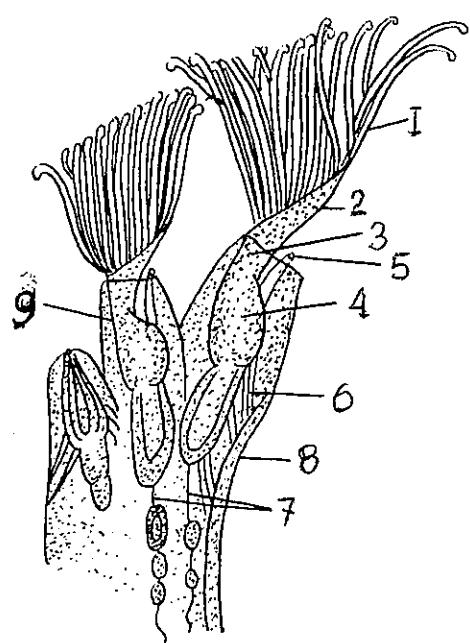


Рис. A. Строение асцида моранки *R. fungosa*
(из Лампerta, 1900)

1 - венеч. пласти

2 - лохар.

3 - пищевод

4 - желудок

5 - задний кишечник с анальным отверстием

6 - мускул

7 - гемиктилос со статобластами

8 - прямая

9 - полипил

щается полипид — щупальца, кишечник, нервная и пищеварительная системы. Цистид *P. repens* и *P. fungosa* состоит из микроволокон и содержит до 36% протеина и около 1% хитина (Goethals, Voss-Foucart, Goffineti др., 1964). Венец щупалец, который окружает ротовое отверстие, называется лофобором (рис. 4).

У пресноводных мшанок щупальца располагаются подковой, число их различно, непостоянно даже у одного вида и колеблется от 8 до 90 (Ламперт, 1900). Щупальца, покрытые с внутренней стороны воронки мерцательным эпителием, полы внутри и сообщаются с полостью тела. Пищеварительная система мшанок состоит из рта, глотки, пищевода, желудка, задней кишки и ануса.

Колониальных мшанок относят к животным с седиментационным типом питания, как некоторых инфузорий, жгутиковых, голотурий, микропленных полихет, кругоресничных червей. Gilmour (1978, 1982) и многие другие авторы (Протасов, 1979; Хмелева, Мухин, 1986; Протасов, Афанасьев, 1986; Михаевич, 1987) считают, что мшанки являются седиментаторами, сепарируя тяжелые и легкие частицы центробежными силами. Биение ресничек на щупальцах лоффора создает вращательный вихрь, который затягивается находящаяся в толще воды мшанка, осаждается на дно воронки и поступает в ротовое отверстие.

Strathmann (1973, 1982 а, б), напротив, считает, что поимку клеток мшанкой щупальцами мшанки всегда сопровождает локальный разрыв вихревой волны и реверсия биения ресничек. У морской мшанки *Cladella hispida* на участке ресничной полоски 100 мкм при длине щупальца 100 мкм и диаметре щупальца 10 мкм биение меняется в течение 0,2 сек. При этом объем воды больше пищевой частицы, но меньше поимки. При этом вихрь обтекает другие участки щупалец. Strathmann считает, что эти факты соответствуют гипотезе, согласно которой индуцированный вихрь локальная реверсия биения ресничек служит для

концентрации частиц у тех питающихся взвесью животных, которые удерживают частицы против тока воды с помощью полосок простых ресничек (личинки и взрослые особи мшанок, брахиопод, форонид, гемихордат и иглокожих).

Strathmann и McEdward (1986) с помощью скоростной микрокиносъемки показали, что взрослая мшанка улавливает частицы, обращая направление биения ресничек на том участке ресничной ленты, к которому прикоснулась частица, а личинка морской мшанки цифона — утес отфильтровывает их рядом неподвижных ресничек.

Вероятнее всего и гипотеза Гилмура, и гипотеза Стратмана дополняют друг друга. Как показал Окамура (1987), в зависимости от размеров пищевых объектов бриозы способны переключать механизм улавливания частиц: ресничный механизм улавливает мелкие частицы, щуплевый — крупные.

Размножаются морские и пресноводные мшанки, как известно, половым и бесполым путем. Мшанки гермафродиты. Оплодотворение у мшанок — внутреннее — подвижные живчики выходят из одной колонии и попадают в другую, где имеются созревшие яйца. Выход оплодотворенных яиц наружу совершается разными способами. У некоторых мшанок в передней части тела образуется куполовидный вырост, в котором оплодотворенное яйцо развивается до определенной стадии, а затем выходит наружу через отверстие в оэции. В других случаях из колонии, образующиеся из них личинки выходят через отверстия в колонии, получающиеся на месте отмирающих полипидов.

Оплодотворенные яйца Phylactolaemata дают начало свободно плавающей, открытой ресничками личинке мальцеуле (рис.5а). В зависимости от вида личинки филактолем имеет 2-4 ростовых почки. У мальцеулы личинка трохофорного типа и находится в планктоне от нескольких часов до 2-3 месяцев. Целагическая жизнь ли-

чинки *Phylactolaemata* продолжается не более суток. Длина личинки *P.fungosa* 1-1,7 мм, диаметр 0,4-0,7 мм (Fransen, Sensenbaugh, 1982). Форма личинки *C.mucedo* приближается к сферической, диаметр ее 0,3-0,8 мм (Полянский, 1946). По данным Oda, Mukai (1989) личинка *Pect.gelatinosa* (новое название *Asajirella gelatinosa*) овальной формы 1,2 мм в диаметре. Личинка *P.reticulata* из водосема в штате Огайо имеет длину 650 мкм, ширину 320 мкм (Wood, 1988).

Образующаяся в результате полового размножения личинка после окончания планктонного периода прикрепляется к субстрату и превращается в зооид, называемый анцеструлой. Личинка *p.Fredericella* образует анцеструлу, состоящую из I зооида, *p.Pumatella* - из 2-х (рис.5б), *p.Crestatella* - из 4-х. Прикрепляется личинка к субстрату клейким веществом, состоящим из мукополисахаридов и белков. Изменив биохимический состав вещества, выполняющего функцию склеивания у мшанок, усогоних раков, ацидий и моллюсков, Loeb, Folkert (1977) пришли к выводу, что состав клейкого вещества близок ацидиям и моллюскам.

Анцеструла дает начало колонии, которая путем наружного почкования выступает в период роста колонии. Догель (1975) и некоторые авторы называют этот процесс не доведенным до конца размножением. Вискова (1987) полагает, что увеличение колонии в колонии нельзя считать размножением, а следует видеть как способ роста посредством почкования. Мы также поддерживаем точку зрения Висковой. Бесполое размножение у пресмыкающихся существует в виде внутреннего почкования, в результате которого образуются статобласти, гомологи гибернакул у некоих мшанок и геммул у губок. Мы называем бесполое размножение за счет образования статобластов вегетативной ткани (Лихачевич, 1990).

В настоящее время в бриохнологии принято считать статобласти наиболее важными в систематическом отношении структурами. Следует отметить, что они имеют весьма сильную изменчивость и определение некоторых видов является трудной задачей. В связи с этим необходимо различать морфологические части статобласта.

Статобласти представляют собой многоклеточные образования, одетые плотной хитиновой оболочкой. Зачаток статобласта появляется внутри фуникулиса зоонда в виде скопления мезодермальных клеток. Одновременно с этим группа эктодермальных клеток мигрирует с поверхности тела внутрь фуникулиса, окружает мезодермальный зачаток и обрастает его двуслойным эпителием. Эпителий выделяет на своей поверхности тонкую плотную скорлупу, состоящую из двух слоев, между которыми располагается слой воздухоносных камер (к) с порами (п) (рис.6). По данным Goethals, Voss-Foucart, Goffinet (1964) статобласты содержат до 27% хитина и до 29% протеина.

Первая часть статобласта состоит из пары толстых капсулевых, которые соединяются на шве капсулы (шк) и замыкаются парой более тонких створок, называемых перибласт. В статобласте различают дорзальный (дорзальный) и брюшной (вентральный) перибласт (кд и кв соответственно на рис.6), соединенные аннулюсным швом (шв). Наименее развитая часть статобласта называется анулюсом, в котором имеется аннулюс дорзальный (ад и ав). Между створками статобласта расположена капсула (кд и кв), содержащая желточную массу (жм), из которой развивается зоонд.

Статобласти являются видоспецифичными структурами, поэтому значение классификация статобластов, основанная на морфологических признаках, разработанная Абрикосовым (1961) и Виноградовым (1969). Виноградов (1969) выделил 15 типов пресноводных мшанок и установил, что каждому роду

а б

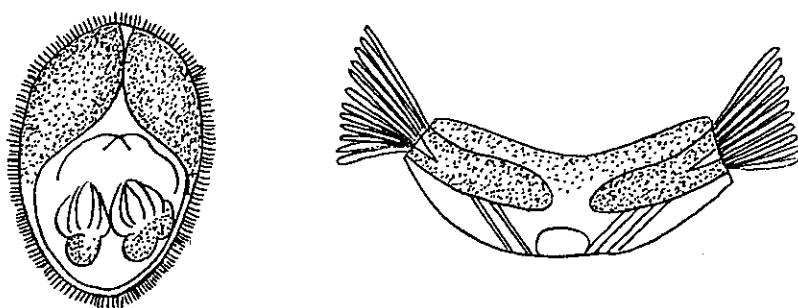


Рис. 5. а - личинка *P. fungosa* маллеула,
б - сидячи^и молодой экземпляр колонии
(из Лампетта, 1900)

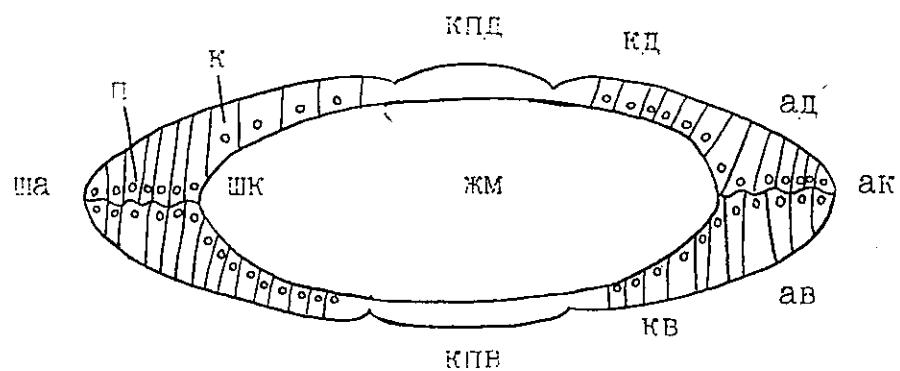


Рис. 6. Схематическое строение статобласта
(вид сбоку в разрезе, по Mundy , 1980)

к - камеры воздушные

кпд - капсулъи^и перибласт дорзальный

кpv - капсулъи^и перибласт вентральный

жм - желточная масса

кд - капсула дорзальная

кв - капсула вентральная

ад - аннулюс дорзальный, ав - вентральный

ак - аннулюсная камера

п - поры

ша - шов аннулюса

шк - шов капсулы

ду свойственен особый тип статобласта (рис.7). Автор рассматривает сесообласти с позиций наиболее примитивных образований и считает, что эволюция статобластов филактолем шла от них к свободным фрибластам – центробластам и периферобластам, как наиболее высокоорганизованным.

Расселение статобластов в значительной степени зависит от способа их прикрепления к субстрату, в связи с чем ориентация статобластов является их важным свойством. Она зависит от степени желатинизации внешнего слоя клеток, от развития флоттерных камер и смещения их относительно экватора статобласта. Mukai и Oda (1980) классифицировали статобласти филактолем по ориентации на 2 группы: зрелые статобласти I-й группы (*L.crystallinus*, *L.carteri*, *Pect.gelatinosa*) имеют сильно желатинизированный внешний слой клеток, обладают базофильной реакцией, не всплывают до тех пор, пока не высущены, плавают на дорзальной и вентральной сторонах. Статобласти 2-й группы (*Pect.magnifica* и *C.mucedo*) имеют слабожелатинизированный слой внешних клеток, в результате преимущественного расположения воздушных полостей на дорзальной стороне они плавают, при этом соблюдая ориентацию – только на брюшной стороне.

Mundy (1980) считает, что способность флотобластов плавать брюшной стороной вверху – общий функциональный аспект их морфологии, хотя это достигается у видов *Plumatella* разными путями. У простой у *P.coralloides*, *P.emarginata*, *F.fungosa* и *P.annularis* аннулус покрывает большую дорзальную поверхность, а у *P.annularis* – вентральную. В результате этого флотобласти ориентированы аннулусом площадью на дорзальной стороне к поверхности воды и вентральной прикрепляются к субстрату. У *P.fruticosa*, *Pect.annularis* камеры аннулуса смешены от экватора к дорзальной поверхности.

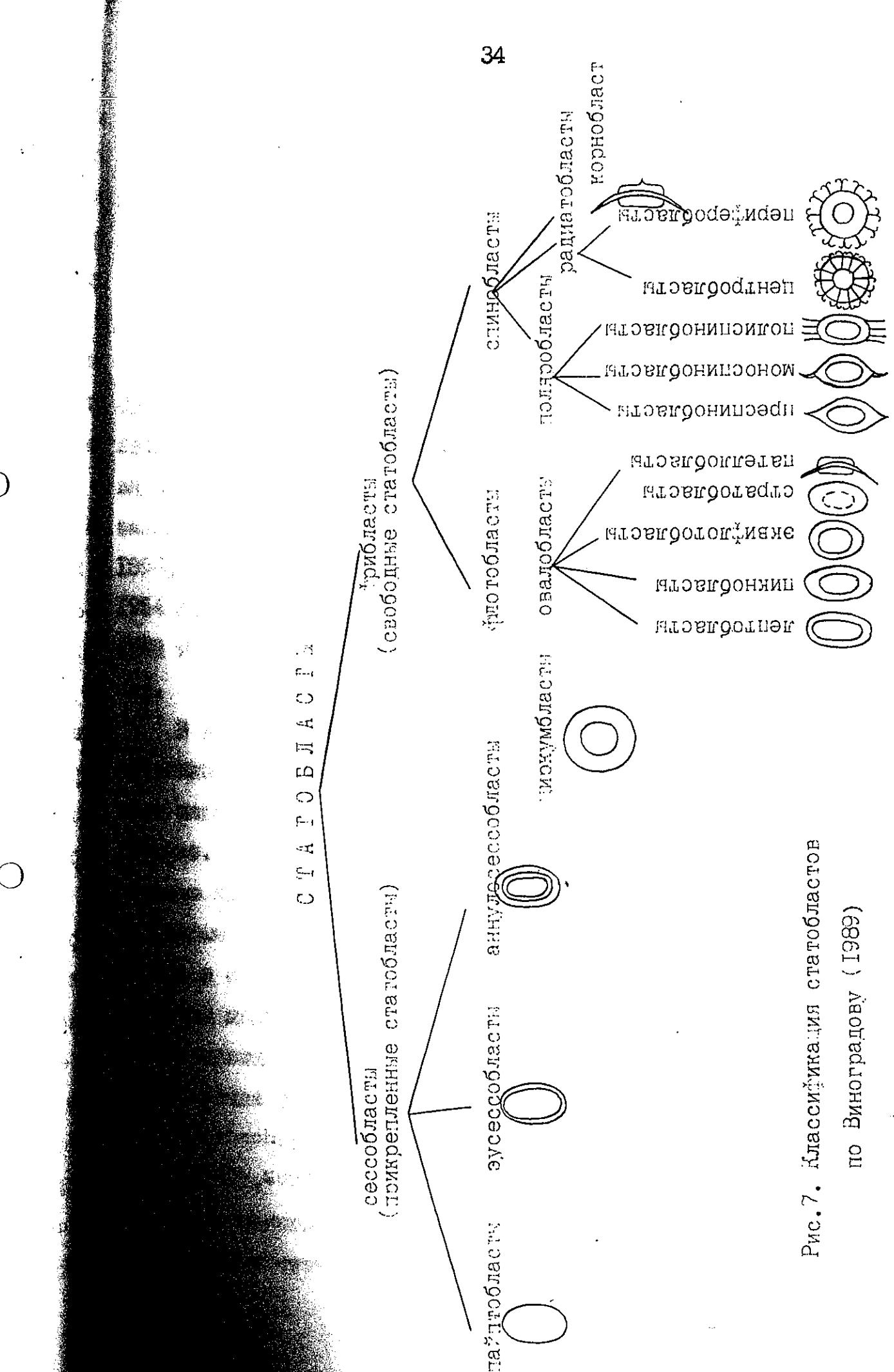


Рис. 7. Классификация статобластов
по Виноградову (1989)

Разнообразие форм колоний было причиной того, что многие исследователи основывали определение видов на морфометрических признаках статобластов (Kraepelin, 1887; Jullien, 1888; Cori, 1941; Абрикоос, 1961). Lacourt (1966) предложил использовать при определении видов индексы соотношения длины и ширины статобластов:

L_s / B_s - отношение длины статобласта к его ширине, l_k / b_k - отношение длины капсулы вентральной и дорзальной к ее ширине (рис.к).

Однако знание индексов статобластов из-за их большой изменчивости является не всегда достаточным для установления статуса некоторых видов, в частности рода *Plumatella*, который много раз пересматривался (Allman, 1850; 1856; Kraepelin, 1888; Braem, 1890; Vangel, 1894; Annandale, 1911; Rogick, 1934, 1940; Toriumi, 1952 а,в, 1954 а,б; 1955 а,б,с, 1956; 1970 а,б; 1971; 1972 а,б,с; Lacourt, 1968 и др.). Определение видов этого рода является спорным до сих пор.

В последние годы для идентификации мшанок используют биохимические методы, в частности электрофорез с последующим окрашиванием множественных форм ферментов, и стереосканирующее микроскопирование. Thorpe, Ryland, Beardmore (1976), Mundy, Thorpe (1980) с помощью электрофореза в поликариламидном геле получили разницу по некоторым ферментам отличающихся по форме колонии, но идентичных статобластов колоний *P. fungosa* и *P. coralloides* и подтвердили наличие в водоеме двух видов мшанок. По методу Lacourt идентифицировать их было невозможно, так как данные виды имели одинаковые статобласти.

Levach (1974) впервые, затем Bushnell, Rao (1974, 1979), (1980), Mundy (1980), Geimer, Massard (1986) применили метод сканирующего микроскопирования и установили, что ультрамикростатобластов является видоспецифической.

(1974) установил, что сессобласти имеют большую изменчивость. Mundy (1980) с помощью электронного микроскопирования описал поры, связывающие камеры шва и отсутствующие на внешней и внутренней поверхности шва статобластов. Он показал, что у различных видов мшанок рисунок перибласта, форма, размер, количество пор и некоторых других образований являются видоспецифичными.

Таким образом при определении спорных видов мшанок, вероятно, разумно использовать комплексный подход: учитывать форму зоария, характер ветвления трубок, степень интеграции колонии, число щупалец в лофофоре, морфологические индексы статобластов, электронно-микроскопическую архитектуру их поверхности и электрофоретическое исследование.

2.2. Распространение мшанок в зависимости от экологических условий

Распространение мшанок зависит от многих факторов: географического положения района, удаленности от берега, биотопа и т.д., наличия силы и направления течения, состава сестона, температуры, содержания кислорода в воде, ветра, глубины, субстрата. Мшанки широко представлены во всех морях, особенно многообразны в тропиках и субтропиках до глубин 250–300 м. Пресноводные виды живут в водохранилищах, озерах, реках, каналах, прудах. *Plumatella* является космополитом: он встречается в Северной Америке, Азии, Африке, Европе. В СССР плумателлиды встречаются в пределах европейской части до Камчатки.

Важное значение для распространения мшанок имеет Szymalkowska (1980) отмечают, что наиболее предпочитаемые места обитания мшанок являются водные растения – 5 видов

мшанок найдено на желтой кубышке *Nuphar luteum* и 4 вида на топяном хвоще *Equisetum limosum*. Только *P. fungosa* встречалась на ветвях ольхи, на что указывал Lacourt (1968). При отсутствии макрофитов мшанки поселяются на корягах, камнях, стенах, мостах, сваях, понтонах, сетях, кораблях, в трубах водопроводов, на многих животных (моллюсках, губках, ракообразных).

Большое значение для распространения мшанок имеет течение. Брюмоны предпочитают слабое течение. В заводях реки Пилицы найден 1 вид - *P. emarginata*, в стоячих водоемах поймы реки - 6 видов мшанок (Копораска Szymalkowska . 1980). Умеренное или сильное течение отрывало колонии морских *Membranipora flabellata* *Soporeum* sp. от субстрата, способствуя образованию сферических колоний (Siger Enrico 1979). Подобное явление наблюдалось нами на водоснабжителе Березовской ГРЭС - при отсутствии субстрата или слабом течении колонии *P. fungosa* имели вид шара.

В отношении света, вероятно, мшанки не требовательны. Ламперт сообщал, что *P. fungosa*, *Fredericella* и *Paludicella* жили водах в водопроводных трубах Гамбурга в абсолютном мраке, но при постоянном давлении от 2,5 до 5,5 атмосфер. Тот факт, что при оседании животные предпочитают нижнюю сторону предметов их затененные участки, говорит о том, что это в первую очередь позволяет им избежать обрастания перифитонными организмами, заграждения колоний сестоном и экскрементами. (Raddum , Pennak (1978) сообщал, что *Bryozoa* растут в сумеречной температуре 19-23°. Dehdashti , Blinn (1986) обнаружили *P. repens* в сумерках в узком выходе 16 м длиной в теплом источнике (Schrivastava , Rao 1985) указывали на то, что отсутствие солнечного света не мешало мшанкам расти и забивать водозаборники.

Мшанки весьма чувствительны к содержанию в воде растворен-

ного кислорода. Органами дыхания у них являются щупальца лофобора, которые при недостатке кислорода прячутся вовнутрь зооида.

Большинство мшанок - эвритермные виды, некоторые являются стенотермными, например, арктические мшанки, которые живут в диапазоне температур - 1-2⁰C (Брайко, 1983). Эвритермные виды мшанок живут при температуре воды от -2 до 30⁰C, хотя литоральные морские виды *Flustrella hispida* и *Alcyonidium hirsutum* могут выдерживать температуру до -15⁰, впадая в анабиоз (Брайко, 1983).

В водоеме-охладителе мшанка *P.fungosa* обитает в широком градиенте температуры в течение года - от 7-8⁰ до 30⁰C. В связи с этим более подробно остановимся на условиях обитания мшанки в водоеме-охладителе и характеристике его экосистемы.

2.3. Условия обитания и биология *P.fungosa* в водоеме-охладителе

Гидросистема водоема-охладителя Березовской ГРЭС состоит из одного водоема, роль которого выполняет озеро Белое, одного едущего, двух отводящих каналов и системы рыбоводных прудов

(б). Акватория зеркала озера составляет 490 га при средней

3 м. Озеро практически непроточно и занимает округлую форму с низкими заболоченными берегами. Площадь отводящих каналов, по которым теплая вода сбрасывается ГРЭС, составляет около 100 м². Длина 1,5 км и ширине 30 м. Объем воды, сбрасываемой в первый теплый канал, составляет <1,2 м³/сек и в другой

Поступление тепла в водоем - охладитель происходит за счет затраты вод, сбрасываемых ГРЭС. Прогрев воды озера по естественной температурой составляет 2⁰C, в результате чего озеро Белое считается водоемом-охладителем с сильной

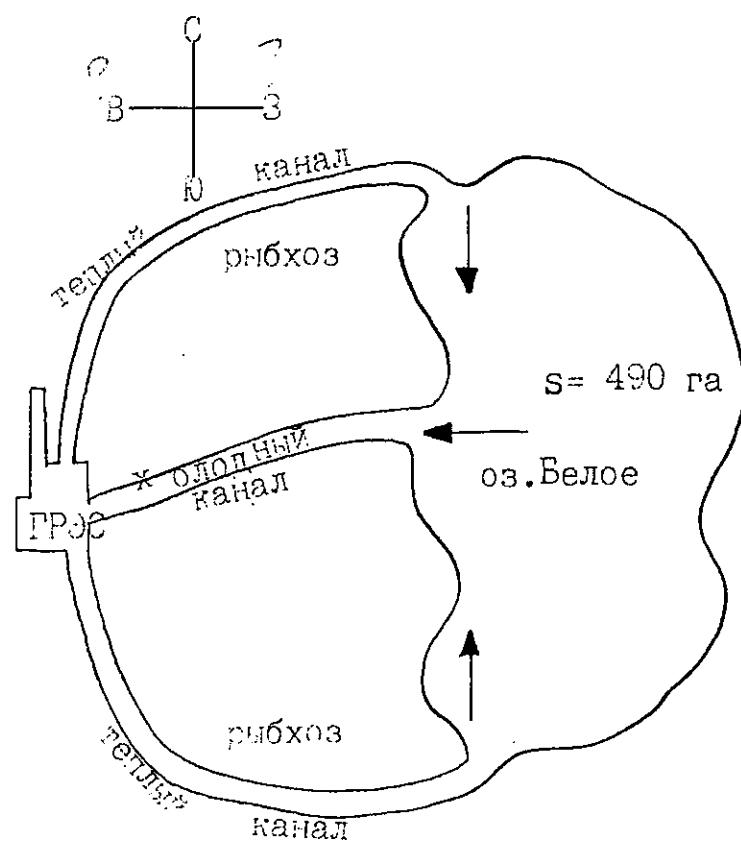


Рис.8. План-схема системы водоема-охладителя
Березовской ГРЭС

тепловой нагрузкой.

Существенное значение в системе охлаждения имеют рыбоводные пруды опытного рыбхоза "Белоозерский", что способствует снижению тепловой нагрузки на основной водоем.

Температурный режим теплых каналов существенно отличается от температуры в холодном канале и озере Белом. Температура воды летом в отводящих каналах $33\text{--}36^{\circ}$, а зимой не опускается ниже $7\text{--}8^{\circ}$ (рис.9).

Кислородный режим в теплых каналах довольно постоянен. Минимальная концентрация кислорода наблюдается во второй половине дня (16 часов) - $6 \text{ мг}/\text{л}$. Однако на глубине 1 м может составлять $0,6 \text{ мг}/\text{л}$. При температуре воды выше 35°C эта величина снижается на $0,2 \text{ мг}/\text{л}$. В системе водоема-охладителя величина РН близка к нейтральной ($7\text{--}8$), однако в отдельные периоды достигает щелочной (Доброжанская, 1974).

После ввода в эксплуатацию Березовской ГРЭС мощностью 900 МВт в 1961 году в гидрохимическом и гидробиологическом режимах постепенно произошли существенные изменения. Температура среднем повысилась на $6\text{--}8^{\circ}$ и летом достигает 28° , а зимой не ниже $2\text{--}3^{\circ}$. Прозрачность воды в летний период снизилась на 0,4 м. Общая минерализация выросла с 95-110 до 400-420 мг/л, содержание гидрокарбонатов повысилось с 64 до 200-240 мг/л, хлоридов - с 18 до 65-70 мг/л, хлора - 3,4 до 30-35 мг/л, сульфатов - до 25-40 мг/л, перманганатная окисляемость изменилась на 24,6-35,6 мг/л. Концентрация ионов аммония в настоящее время составляет 0,35-2,34 мг/л, нитратов - 0,42-2, фосфатов - (Харатеев и др., 1987).

Изменения флоры и фауны водоема-охладителя. Ранее доминировавшие водоросли (Горовец, 1956) полностью ис-

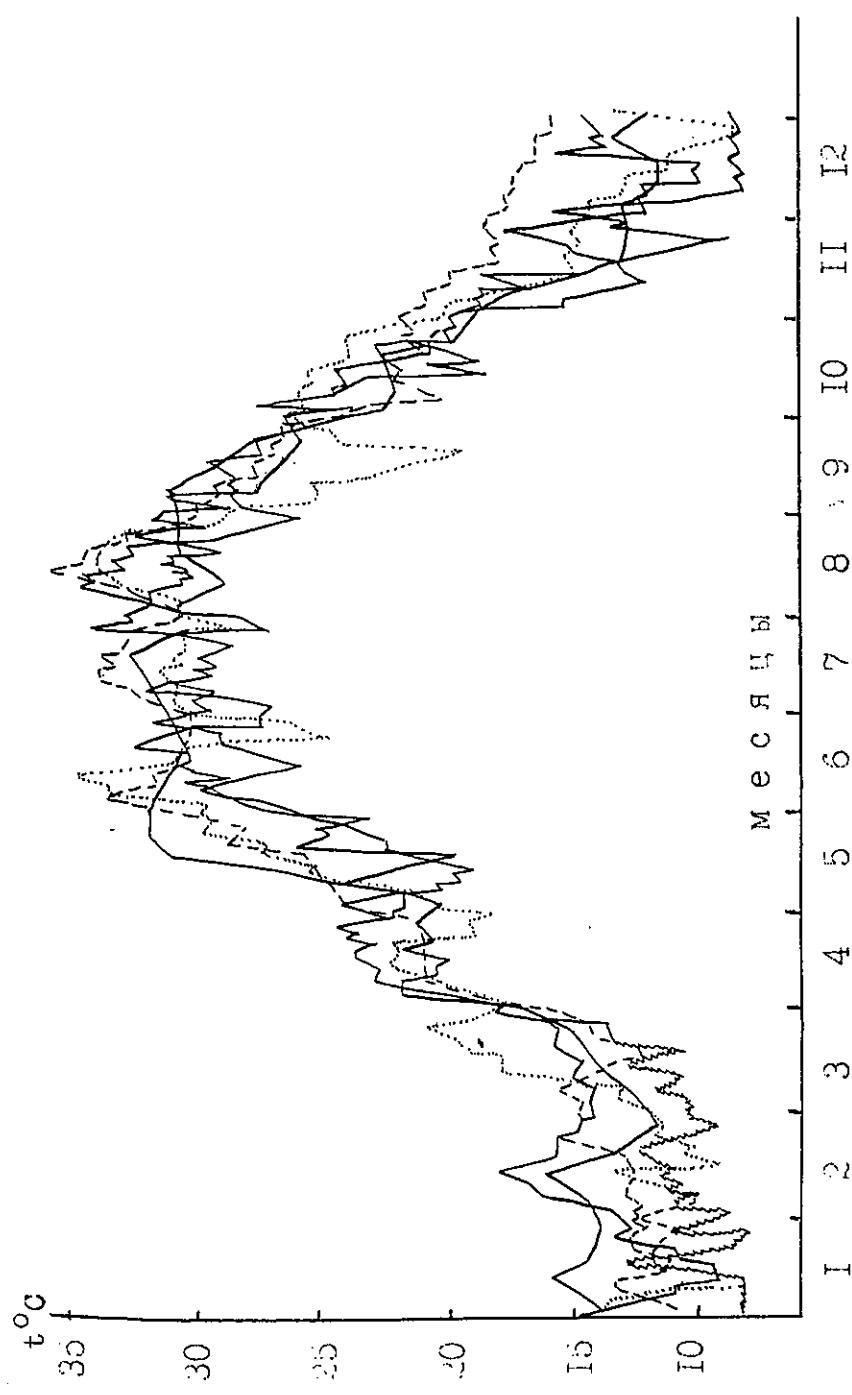


Рис. 9. Годовой ход температуры в теплом сбросном канале Березовской ГРЭС.

чезли (Катанская, 1979). Из состава фауны озера Белое полностью исчезли водяной ослик, гаммарус, раки. постепенно обитатели водоема с умеренной температурой были замены тепловодным комплексом организмов.

После исчезновения макрофитов в результате дноуглубительных работ при сооружении ГРЭС фитопланктон стал практически единственным автотрофным потребителем питательных веществ в озере Белом. Это привело к резкому увеличению численности водорослей, а повышение температуры воды и увеличение биогенных элементов с кормами рыболовомника создали условия для круглогодичного "цветения" воды водорослями. В настоящее время в системе водоема-охладителя доминируют сине-зеленые водоросли (90%), диатомовые (1,5%) и протококковые (0,5%). Среди сине-зеленых преобладают *Anabaenopsis raciborskii*, *Aphanisomenon flos-aquaæ*, *Oscillatoria limnetica*, среди диатомей - *Melosira* и *Cyclotella comta*.

В озере Белом отмечен 21 вид водных растений, из которых 13 относятся к надводным, а 7 к плавающим и с надводными листьями. Общая площадь зарастания в настоящее время не превышает 3% площади водной поверхности. Средняя биомасса с 800-1200 г/м² уменьшилась до 10 г/м².

Зоопланктон системы водоема-охладителя представлен 30 видами, из которых 9 видов ветвистоусых, 20 - коловраток, 1 - веслоногих (Кончиц, 1975). Доминируют в зоопланктоне коловратки и веслоногие ракообразные. При прохождении через конденсаторы ГРЭС наблюдается эпизодическая гибель зоопланктона - численность коловраток уменьшается в 4 раза, ветвистоусых - в 3,5 раза, веслоногих - в 3 раза. Биомасса снижается на 4% (Кончиц, 1975). В летний период численность зоопланктона достигает 5 г/м³, а зимой не ниже 0,7 г/м³ (Кончиц и др., 1987).

После превращения озера Белое в водоем-охладитель Березовской ГРЭС его гидробиологический режим изменился настолько, что в настоящее время в водоеме отсутствует "биологическая зима" (в зимний период биомасса фитопланктона не ниже 33 г/м³, а зоопланктона - 0,7 г/м³). Сейчас более 99,9% первичной продукции в озере Белом по сравнению с 1950 годом в 20 раз привело к увеличению продукции беспозвоночных в 4 раза, рыб - в 3,3 раза (Каратаев, 1988). Эти данные находятся в соответствии с данными Сущени (1975), согласно которым с увеличением первичной продукции в процессе эвтрофикации эффективность ее утилизации в звеньях трофической цепи снижается.

Ихтиофауна озера Белого представлена следующими видами: окунь, щука, лещ, язь, пескарь, карась, плотва, густера, красноперка, уклейка, ерш, въюн, щиповка, канальный сомик.

Бентос в системе водоема-охладителя представлен личинками хирономид, олигохетами и брихоногими моллюсками.

Среди моллюсков доминирует новый для фауны ЕССР теплолюбивый млеск средиземноводного комплекса *Physella integra* (Лаенко, 1989).

Сообщества зообентоса каналов в системе водоема-охладителя значительно отличаются по таксономическому составу, численности и массе. В теплом канале, где среднегодовая температура на 1,5°C превышает естественную и на 6,5°C температуру в холодном канале, зообентос представлен II видами, в холодном - 28 (Каратаев, 1988).

На перифитоне водоема-охладителя отмечено 59 видов макробес позвоночных без учета мшанок, в том числе олигохет - 28 видов и личинок хирономид (Каратаев, 1988).

Таким образом, видовое разнообразие зооперифитона значительно выше, чем зообентоса. Наибольшее видовое разнообразие и численность макробеспозвоночных отмечены в теплом канале - 47 видов

и форм. С увеличением подогрева в бентосе возрастает роль олигохет, а доля личинок хирономид снижается. Личинки хирономид в теплом канале составляют 52% численности зообентоса, в холодном - 86%, соответственно олигохет 46% и 14%.

В зооперифитоне доминирует мшанка *P. fungosa*, колонии которой населяет многочисленная биота - простейшие, гидры, личинки хирономид, олигохеты, наядиды, остракоды, коловратки.

Большой численности достигает вселенная в 1982 г. в водоем-охладитель восточная речная креветка *Macrobrachium nipponense* (Кулеш, 1985), которая находит в зарослях мшанки корм и убежище.

Для мшанки *P. fungosa* характерен достаточно широкий температурный диапазон обитания в системе водоема-охладителя. Температура воды в теплом канале, месте массового развития колоний мшанки на понтонах, достигает летом 35-36°, зимой 8-10°С. Было замечено, что в весенне-осенний сезон при температуре в канале 25-30° популяция мшанки достигает высокой численности и биомассы. Напротив, летние месяцы, когда температура нередко поднимается выше 35°, наблюдалось угнетение и отмирание колоний.

В качестве теста на термоустойчивость был использован такой измеритель, как выживаемость животных, оцениваемая периодом (сущестование 50% выборки при заданной температуре (LD_{50})). Выживаемость определяли для весенних, осенних и зимних колоний, число яиц в которых варьировало от 38 до 186.

Как видно из рис. 10, наиболее устойчивы к высоким температурам колонии мшанок в осенний период с температурой в канале 36°С. В целом для мшанок весеннего и осеннего сезонов предельно выносимая температура 36°С, для зимних колоний - 36°. Таким образом, характерные для летнего сезона температуры в теплом канале 38°С ингибируют рост мшанки.

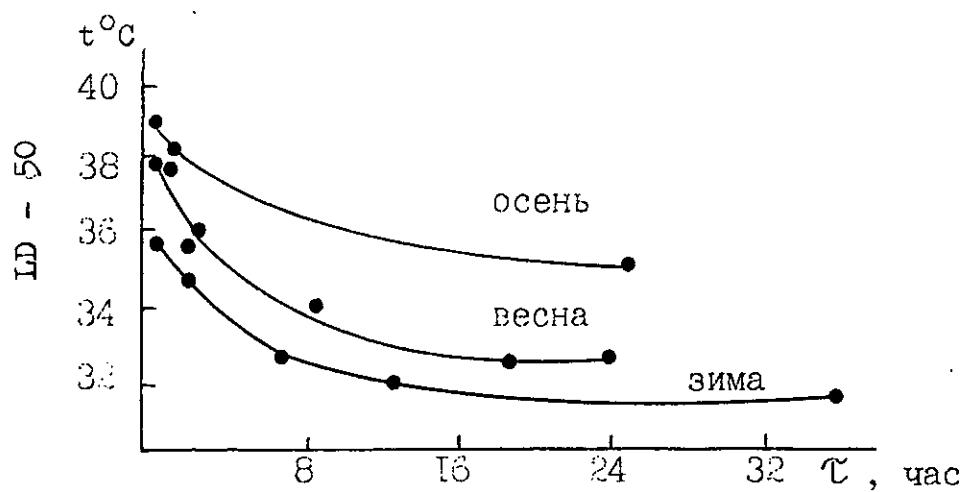


Рис.10. Выживаемость мшанки *P.fungosa* из теплого канала водоема-охладителя Березовской ГРЭС в разные сезоны года

Достигая большой биомассы в весенний сезон при благоприятной для роста температуры 20–25° популяция мшанки несколько теряет в массе в летний период высоких температур 30–33°, однако, не настолько, чтобы прекратить вегетацию. Следует отметить, что колонии меньшей численности хуже переносят перегрев, чем большие колонии, начиная отмирать с периферии. В то же время характерная в наиболее жаркие дни летнего сезона температура 35–38°C значительно ингибирует рост мшанки. В случае жаркого лета или увеличения объема сбрасываемого ГРЭС тепла, что может привести к увеличению среднесезонной летней температуры до 35° и выше, можно ожидать полной гибели колоний мшанки. В настоящее время наличие значительной численности и биомассы мшанки в условиях среднесезонной летней температуры 30–33° позволяет рассматривать имеющей достаточные потенциальные возможности для обитания при высоких температурах. Таким образом, вероятно, именно в колониальной интеграции заключена термопластичность мшанки, позволяющая избегать значительных потерь зооидов в летние месяцы перегрева воды и сохранять высокую численность и биомассу.

Распространение популяции мшанки в водоеме-охладителе Бересинской ГРЭС ограничено наличием субстрата. Поскольку макрофиты занимают в озере лишь 3% его площади, а мшанка обрастает их стебли в нижней части высотой 5–10 см, биомасса ее в озере невелика. Мшанка заселяет железные понтоны, рыборазводные садки из дели, водный щебень по берегам канала. На начальных этапах роста колонии зооиды образовывали сферические колонии. Нарастая друг на друга колонии мшанки постепенно создавали сплошной "ковер", достигший наибольшей биомассы на рыборазводных садках (рис.12). В связи с тем, что обrostы мшанки постоянно счищались с садков рыбхоза во избежание забивания дели и замора рыбы, пробы



Рис. II. Железные понтоны с садками для разведения рыбы, установленные в теплом канале системы водоема-охладителя

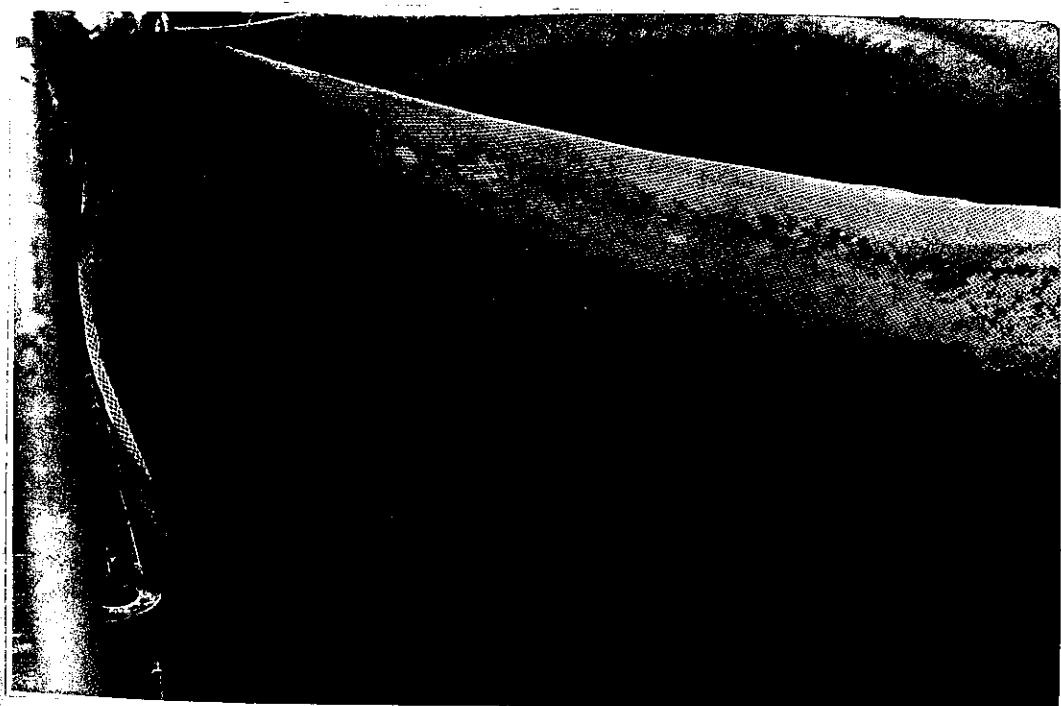


Рис. I.c. Обросты мшанки *P. fungosa* на рыборазводных садках

численности и биомассы обростов брали на железных понтонах, где условия обитания мшанки были стабильнее (рис. II).

Таблица I

Параметры и статистические показатели, связывающие сырое (№8), сухую (№9) массу (мг) с численностью зооидов и сухую массу с сырой (№10) зооидов мшанки

№ уравне- ния	a	b	b_x	b_y	s_y	c.v.	r	Кол-во определе- ний
8	-2,28	0,44	31,5	14,1	23,6	76,3	0,99	63
9	-0,27	0,05	31,5	1,5	24,0	79,6	0,99	63
10	-0,028	0,10	14,1	1,6	24,0	79,6	0,99	63

Связь сырой и сухой массы с численностью зооидов и соотношение сухой и сырой массы зооидов мшанки *P.fungosa* из водоема-окладителя описаны линейным уравнением по усредненным эмпирическим данным, представленным на рис. 13 и 14. Параметры и статистические показатели уравнений № 8, 9, 10 представлены в таблице I. Содержание сухого вещества в сыром для зооидов составляет в среднем 9,77%, оно есть в теле содержится около 90%, что близко известным величинам для таких обводненных организмов, как гидроиды и кораллы.

Размножаются мшанки в водоеме-окладителе, образуя органы бесполой репродукции статобласти, имеющие широкие адаптивные возможности для переживания видом неблагоприятных зимних условий. В это время образуются немногочисленные сидячие сессобласти, в дальнейшем - многочисленные плавающие флотобласти. По эмпирическим данным на рис. 15 (а, б) рассчитаны уравнения уравнения линейного № 13-14 связи сырой и сухой массы с количеством флотобластов и сессобластов (б). Параметры и статистические показатели №

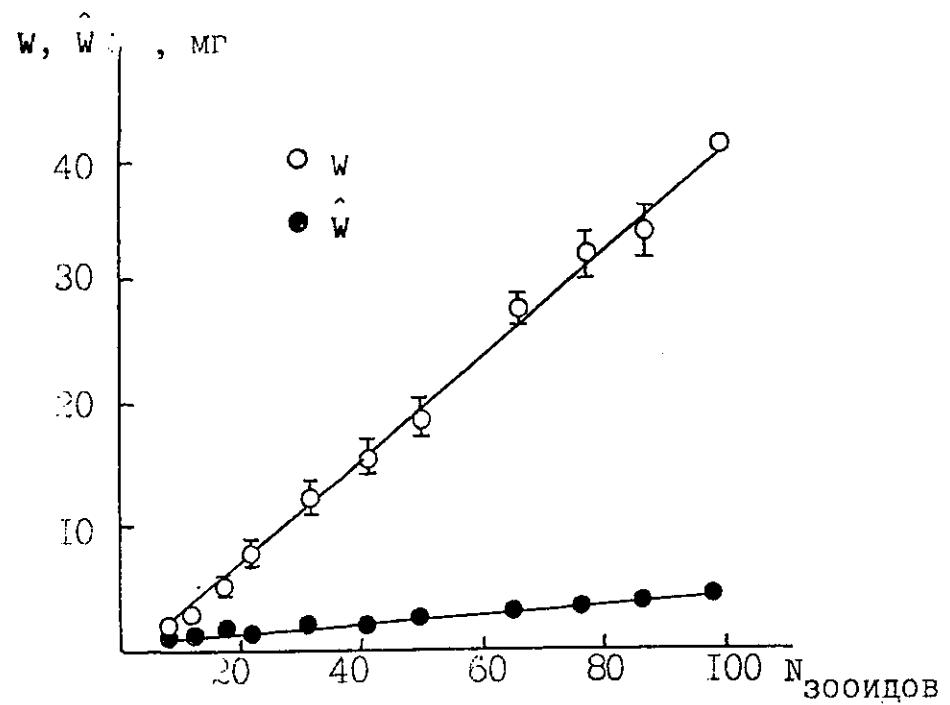


Рис. I3. Сырая (w , мг) и сухая (\hat{w} , мг) масса зооидов мшанки *P. fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС

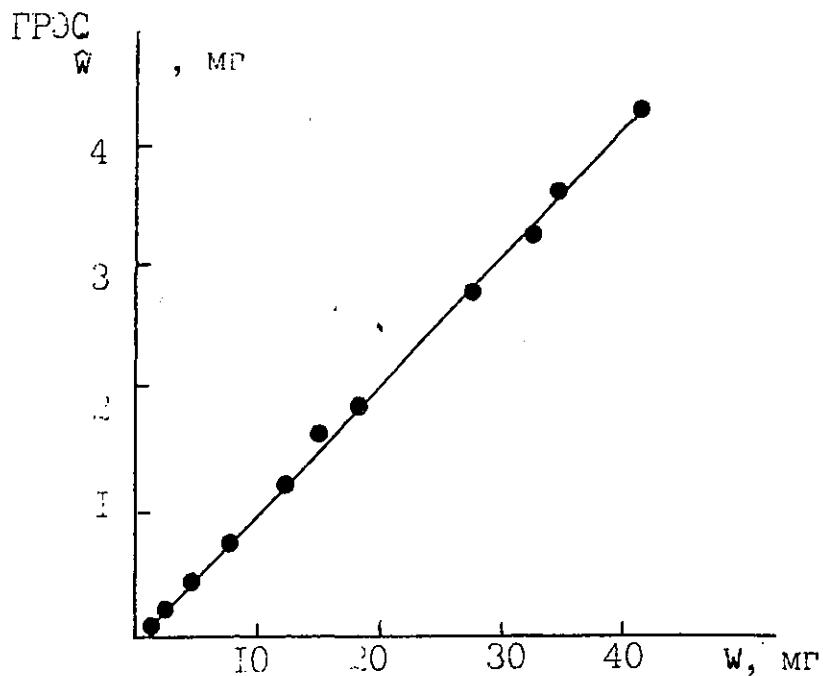


Рис. I4. Соотношение сухой и сырой массы зооидов мшанки *P. fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС

уравнениям № II-I4 представлены в таблице 2. Как видно, сессобласты намного крупнее флотобластов: их сухая масса больше таковой флотобластов в 3,6 раза. Так как разница по содержанию сухого вещества в сыром для флотобластов (39,85%) и сессобластов (35,17%) оказалась небольшой, было рассчитано общее уравнение № 8 связи сухой массы с сырой для статобластов. Содержание сухого вещества в теле статобластов составляет в среднем 37,5%, содержание воды соответственно 62,5%, что находится в пределах известных значений для яиц ракообразных.

Таблица 2

Параметры и статистические показатели уравнений, связывающие сырую (№ II, I3), сухую (№ I2, I4) массу (мг) с числом статобластов и сухую массу с сырой (№ I5) статобластов мшанки *P.fungosa*

Вид статобластов	№ уравнения	a	b	σ_x	σ_y	c.v.	s_y	r	Кол-во определений
статобласты	II	-0,393	0,0196	62,5	1,24	54,9	2,25	0,99	55
статобласты	I2	0,129	0,0049	62,8	0,31	39,4	0,79	0,99	55
статобласты	I3	0,045	0,062	17,0	1,06	60,2	0,24	0,99	20
статобласты	I4	0,057	0,018	17,0	0,30	51,9	0,068	0,99	20
яйца	I5	0,13	0,27	1,14	0,32	47,9	0,055	0,98	75

В таблице 3 представлены данные весовых и энергетических характеристик мшанки из водоема-охладителя.

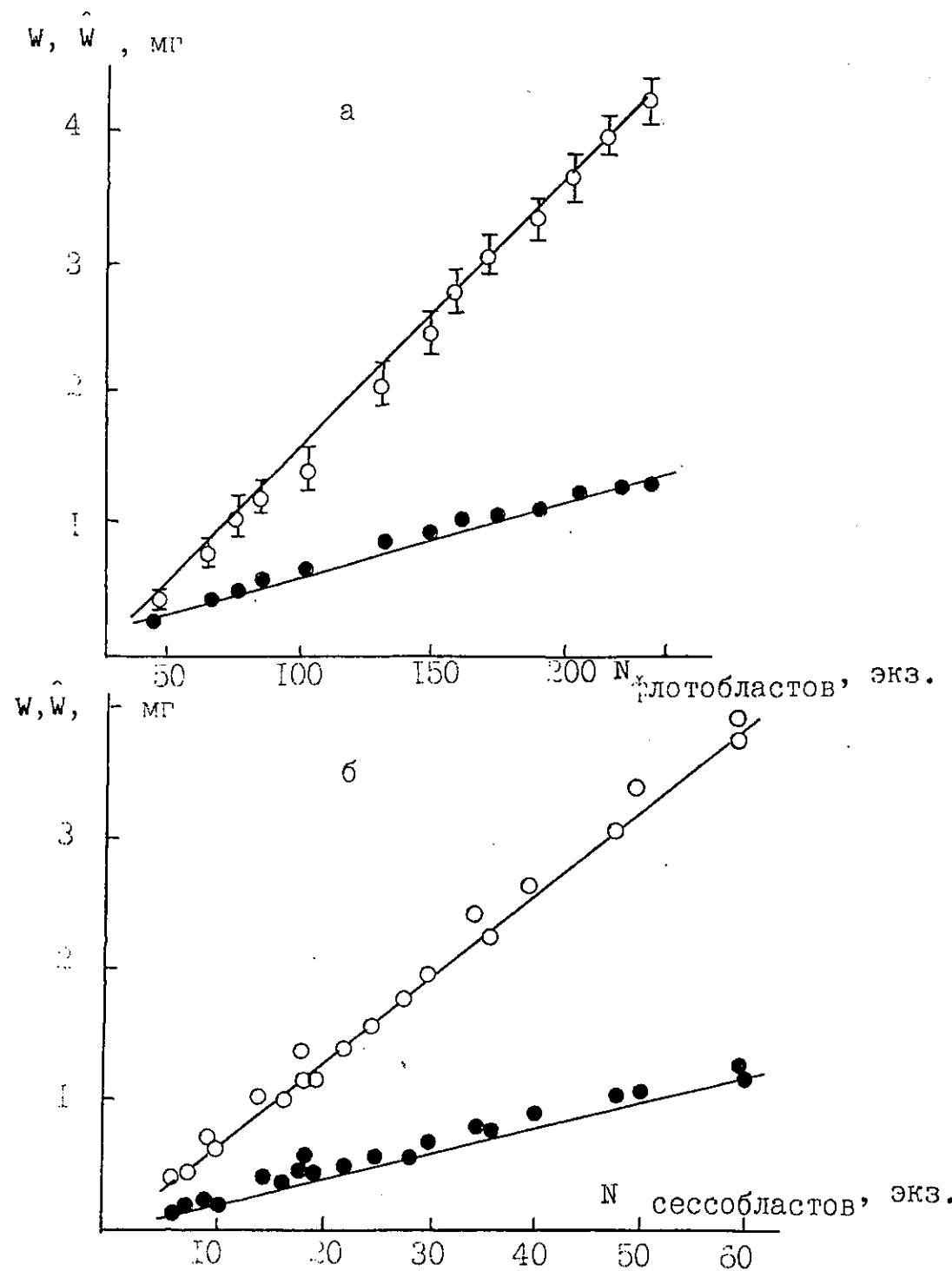


Рис. 15. Связь сырой (W , мг) и сухой (\hat{W} , мг) массы с численностью глотовластов (а) и сессобластов (б) мшанки *R. fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС

○ W
● \hat{W}

Таблица 3

Весовые и энергетические характеристики мшанки *P.fungosa*

Показатели	Зооид	флотобласт	сессионная
Средняя сырья масса, мг	0,394	0,0167	0,0639
сухая масса, мг	0,0404	0,00586	0,0211
содержание сухого вещества,			
	9,77	39,85	35,17
Средняя калорийность, кал/мг сухого вещества	3,67	3,64	3,69
Энергетический эквивалент, кал/экз	0,146	0,00227	0,0779

Исследуя жизненный цикл пресноводных мшанок разными авторами отмечалось его разнообразие в зависимости от условий среды.

Биноградов (1967) и Абрикосов (1936) таким образом описывают жизненные циклы *P.fungosa* и *L.crystallinus* в регионе Средней Волги. У *P.fungosa* весной из статобластов двух типов (флото- и сессионных) развиваются зооиды. Они могут происходить из одиночных статобластов, тогда возникает "репенсовидная" форма, или сразу из нескольких статобластов. В зооидах образуются флото-, статобласти личинки. К осени из личинок развиваются зооиды осеннего поколения, которые обозначают как морфа *jugalis*. Последняя образует статобласти, похожие на типичные, но более крупных размеров. Зооиды осеннего поколения к осени погибают, образуя плавающие куски наполненные статобластами. Неизвестно, перезимовывают ли зооиды *P.fungosa*.

Жизненный цикл *L.crystallinus* несколько сложнее. Колонии мшанки зимуют, летом дают половые продукты, затем погибают. В следующий сезон у *L.crystallinus* можно наблюдать не две основные

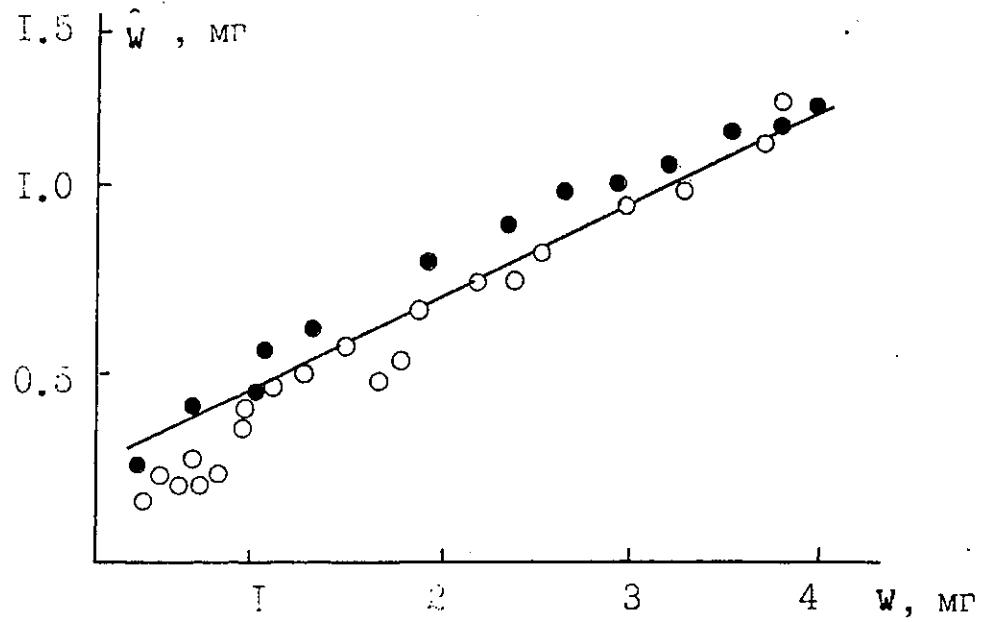


Рис.I.6. Связь сухой (\hat{W} , мг) массы с сырой (W, мг) статобластов мшанки *P. fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС

- флотобласти
- сессиобласти

генерации, как у других филактолемат, а, вероятно, четыре: I - перезимовавшие колонии, 2 - развивающиеся из статобластов погибших зимой колоний, 3 - развивающиеся из статобластов отмирающей летом I-й генерации, 4 - развивающиеся из личинок перезимовавшей колонии.

Количество генераций статобластов в разных географических зонах может быть различным. В регионах с умеренным климатом число поколений статобластов и колоний, производимых с весны до осени, варьирует от I до 3-х. *Pect.magnifica* (Brown, 1933) и *Pect. gelatinosa* (Mukai, 1974) производили I поколение статобластов, то есть из перезимовавших статобластов, весной происходили колонии, производившие поздним летом и осенью новые статобласти. *P. repens* (Bushnell, 1900), *L.carteri* Oda, 1959, 1960) и *P.casmiana* (Wood, 1973) производили 3 поколения - колонии, сформированные из перезимовавших статобластов, весной и летом производили статобласти I-го поколения, которые формировали колонии и статобласти 2-го поколения поздним летом. Некоторые статобласти 2-го поколения простаивают и формируют 3-е поколение поздней осенью, другие же элиминируются.

Приведенные исследования касаются популяций, обитающих в регионах с небольшим вегетационным периодом, характеризующимся четверть сезонной температурной динамикой. Благодаря особенностям температурного режима водоема-охладителя (рис.9), период вегетации макрофитики растянут до 10 месяцев. Marcus (1925) сообщала, что в тропических водоемах статобласти производятся весь год. По данным Dehdashti, 1986 и Van (1986) *P. repens*, обитающая в теплом источнике с температурой в течении года 21,1±4°C в штате Аризона, также в течение года производила статобласти.

В водоеме-охладителе Березовской ГРЭС мшанка *P. fungosa* появляется в начале марта из статобластов при температуре в теплом

канале около 15° . Вегетация продолжается до глубокой осени. В декабре при температуре в канале 12° еще находили живые зооиды мшанки. В начале осени с наступлением холодов рост колоний замедляется и начинается интенсивное образование статобластов.

Р е з ѿ м е

Дана краткая характеристика биологии пресноводных мшанок по литературным данным и биологии доминента зооперифита водоема-охладителя Березовской ГРЭС мшанки *P. fungosa*.

На основании особенностей модулярных организмов, характеризующихся репликаций, автономностью модулей (зооидов) и в то же время взаимозависимостью со всей колонией, предложен новый подход в изучении колониальных мшанок – на уровне модуля (зооида) и на уровне всего интегрального организма.

Показаны требования мшанок к различным экологическим факторам. В связи с ростом энергетических объектов мшанка занимает новые тепловодные экосистемы, где определяющими факторами являются температура и трофика. Так как мшанка образует в новых условиях значительную биомассу, появилась необходимость оценить ее функциональную роль в водоемах-охладителях.

P. fungosa – широко распространенный вид континентальных мшанок, занявший в зооперифите водоема-охладителя Березовской ГРЭС доминирующее положение. В экосистеме водоема-охладителя температурные условия меняются в течение года от 6 до 36°C . Трофические условия характерны для гиперэвтрофных водоемов. В альгофлоре доминируют сине-зеленные водоросли, которые потребляет мшанка *P. fungosa*.

На основании полученных данных приводятся уравнения связи и

сухой массы с численностью и соотношение сухой и сырой массы зоондов, флотобластов и сессиобластов. Приводится таблица, характеризующая весовые и энергетические показатели мшанки.

Несмотря на то, что в летний сезон мшанка существует в термических условиях, близких к верхнему порогу толерантности (38°C), она формирует в водоеме-охладителе устойчивые популяции благодаря термопластичности колониального организма.

Из-за отсутствия в водоеме-охладителе "биологической зимы" вегетационный цикл мшанки растянут до 10 месяцев.