

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ
ОСЕДАЮЩИХ ПЕДИВЕЛИГЕРОВ
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМАХ
ДВИЖЕНИЯ ВОДЫ**

И.И. Казанкова

Институт природно-технических систем
г. Севастополь, ул. Ленина, 28
E-mail: ikazani@bk.ru

Причиной стимулирования оседания на нитчатый субстрат молодых педивелигеров мидии активацией движения воды является их двигательная реакция – вытягивание ноги, с помощью которой плавающая личинка захватывает нити субстрата. В неподвижной воде у педивелигеров мидии, плавающих в ней, нога втягивается обратно. Предполагается, что такой же реакцией обладают личинки других Bivalvia – митилястера, анадары и парвикардидума.

Введение. Приток новых особей в популяции морских бентосных беспозвоночных происходит за счет оседания их планктонных личинок в бентосный биотоп и последующего выживания на субстрате. Под оседанием в данной статье подразумевается этап в онтогенезе, в ходе которого особь (личинка или постличинка) переходит из толщи воды на субстрат и закрепляется на нем. Оседать личинки двустворчатых моллюсков могут только на стадии педивелигера – на этой стадии у них формируется нога, выполняющая важную роль при выборе субстрата.

Поведение педивелигеров мидий при оседании на субстрат и факторы, стимулирующие этот процесс, изучались многими авторами [1 – 10]. Педивелигер, не встретивший подходящую для оседания поверхность, длительное время может оставаться в плавающем состоянии, проходя стадии задержки метаморфоза [3]. Этот период у мидии может длиться до 4-х месяцев [3, 7, 11]. Есть различия в условиях для оседания молодых и прошедших стадии задержки метаморфоза педивелигеров мидии. Первые обладают достаточно высокой избирательностью к субстрату [4]. Лучше всего они оседают на нитчатые структуры естественного

или искусственного происхождения: колонии гидроидов, распушенные канаты, бактериально-водорослевое обрастание, бисусные нити моллюсков [1 – 5, 10]. С возрастом избирательность педивелигеров к субстрату уменьшается, и они становятся способными оседать и метаморфизировать даже на гладком стекле [3].

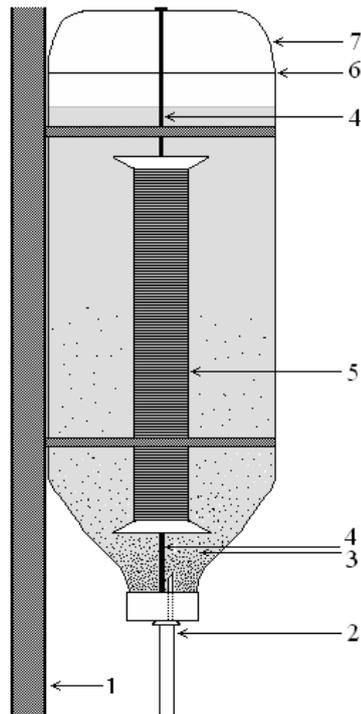
Из других физических факторов, влияющих на оседание, следует отметить освещенность и движение воды. У *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758) личинки в большинстве случаев оседают в затененных местах, а также там, где нет волновой активности или течения замедляют свой ход [1, 6, 12, 13]. В то же время определено, что активное перемешивание воды стимулирует оседание молодых педивелигеров мидий на нитчатый субстрат [9]. При изучении этого эффекта было выявлено, что он не был связан с содержанием кислорода в воде, так как различие в его концентрации в перемешиваемых и статических культурах отсутствовало. В этом исследовании также было обнаружено, что химические стимуляторы, эффективно действующие в отношении личинок некоторых моллюсков, кишечноротовых и полихет [8, 9], также не вызывали увеличения интенсивности оседания мидии.

Целью нашей работы было исследование механизма стимуляции активацией движения воды оседания на нитчатый субстрат педивелигеров мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, а также особенностей поведения ее личинок и постличинок на субстрате в сравнении с другими черноморскими двустворчатыми моллюсками.

Материалы и методы. Педивелигеры для экспериментов по оседанию культивировали в лабораторных условиях. Путем термического стимулирования нереста от мидий, снятых с канатов мидийной фермы, расположенной вблизи Севастопольской бухты, получали половые продукты. Стимуляцию нереста мидий, последующее оплодотворение и выращивание личинок проводили по методикам, описанным в [3, 10, 14]. Личинок содержали в стеклянных и пластиковых культиваторах при температуре 16 – 18°C в морской воде, профильтрованной через фильтр с диаметром пор 1 мкм и

обработанной ультрафиолетом. Плотность посадки личинок составляла 5 – 10 экз.·мл⁻¹. Через каждые 1-2 сут. мидий отфильтровывали через мельничное сито с размером ячеей 50 – 100 мкм и переносили в сосуд со свежей водой с добавлением культуры микроводоросли *Isochrysis galbana*. Концентрация клеток водоросли в воде после добавления составляла 50000 кл.·мл⁻¹.

Эксперименты по оседанию педивелигеров мидии проводили на 26 суток от момента оплодотворения яйцеклеток. В качестве нитчатого субстрата использовали шерстяные нити, навитые на катушки. Последние помещались в емкости, которые представляли собой перевернутые двухлитровые пластиковые бутылки, вертикально закрепленные на штативе (рис. 1). Всего было подготовлено три емкости.



Р и с. 1. Устройство для эксперимента по стимулированию оседания личинок мидии на нитчатый субстрат при активизации движения воды

- 1 – штатив;
- 2 – шланг с иглой для подвода воздуха;
- 3 – вода с личинками;
- 4 – нить, удерживающая катушку вертикально;
- 5 – катушка;
- 6 – разрез;
- 7 – крышка

Морскую воду заливали в сосуд через разрез в верхней его части (см. рис. 1). В каждую емкость помещали около 1000 педивелигеров мидии, которые до этого находились в культиваторах в плавающем состоянии. Численность личинок перед помещением в экспериментальные сосуды подсчитывали в большой камере Богорова с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. Затем в двух сосудах с помощью аквариумного компрессора осуществлялся интенсивный барботаж воды с личинками, в третьем сосуде вода оставалась в статическом состоянии. Через час катушки вынимали из сосудов, а снятые с них нити просматривали под бинокулярным микроскопом при увеличении в 16 раз. Оставшуюся в сосуде после эксперимента воду пропускали через капроновое мельничное сито (сторона ячеей – 100 мкм). Отфильтрованные таким образом личинки подсчитывались в большой камере Богорова. Со стенок сосудов с помощью кисточки делали смыв, который также просматривали под бинокуляром. Интенсивность оседания личинок мидий оценивали по изменению их численности в воде в начале и в конце эксперимента.

В лабораторных условиях, кроме личинок мидии, полученных путем оплодотворения яйцеклеток, подращивали до стадии пост-личинок педивелигеров других видов *Bivalvia*. Личинок отбирали из нефиксированных планктонных проб в районе севастопольского взморья с помощью малой сети Джеди на различных горизонтах глубины из слоя воды 0 – 60 м в различные сезоны в 2000 – 2005 гг. Пробы собирались во время гидробиологических съемок, проводимых ИнБЮМ НАН Украины.

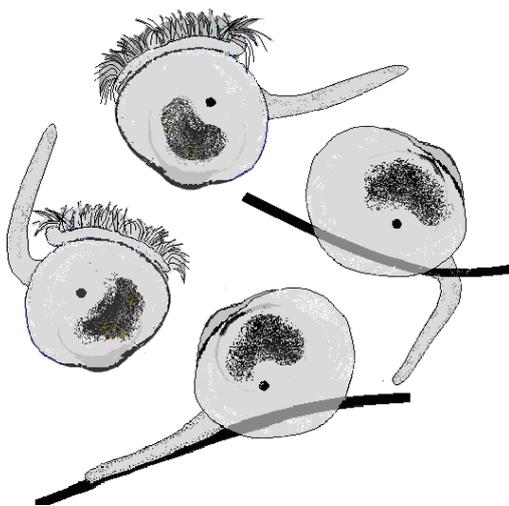
Результаты. После активного барботажа воды воздухом численность плавающих в воде педивелигеров уменьшалась в 2-3 раза, по сравнению с их начальной концентрацией. Просмотр шерстяных нитей показал, что после барботажа на них осело большое количество личинок. Причем, осевшие педивелигеры часто удерживались на нитях посредством защемления их створками. Позже можно было наблюдать, как мидии откреплялись от субстрата и снова начинали плавать в воде. Некоторые из них пе-

ред откреплением хлопали створками. По всей видимости, этим создавая импульс, облегчающий отрыв особей от нитчатого субстрата, к которому они, возможно, успели прикрепиться с помощью биссусных нитей.

В статичной воде численность плавающих личинок оставалась прежней. На гладких стенках всех трех экспериментальных сосудов осевшие педивелигеры отсутствовали.

Таким образом, был воспроизведен основной результат, полученный в эксперименте с личинками *M. edulis* в [10] и продемонстрировавший стимуляцию оседания молодых педивелигеров на нитчатые субстраты активным перемешиванием воды, а также отсутствие при этом оседания мидий на гладкую поверхность.

При наблюдении за плавающими педивелигерами, помещенными в часовое стеклышко, которое время от времени резко встряхивали, было обнаружено, что во время встряхивания многие из личинок сразу же выставляли из створок вытянутую ногу. Некоторое время они продолжали плавать в таком состоянии, покачивая ногой из стороны в сторону. Если среди личинок помещали тонкие нити, то после встряхивания воды, некоторые педивелигеры захватывали их ногой и закреплялись путем защемления нитей створками (рис. 2).



Р и с. 2. Педивелигеры мидии, плавающие с вытянутой ногой и закрепившиеся на нитчатом субстрате во время активации движения воды

Когда вода успокаивалась, плавающие личинки втягивали ногу обратно, а закрепившиеся на нитях особи снова оказывались в воде.

Что касается других двустворчатых моллюсков, то, кроме мидии, из планктонных проб удалось выделить и подрастить в лабораторных условиях до стадии пост-личинки 18 видов черноморских Bivalvia: *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1789), *Modiolus adriaticus* (Lamarck, 1819), *Modiolus phaseolinus* (Philippi, 1844), *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1790), *Acanthocardia paucicostata* (Sowerby, 1859), *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789, *Plagiocardium* sp., *Chamelea gallina* (Linné, 1758), *Spisula subtruncata* (Costa, 1978), *Fabulina fabula* (Gronovius, 1781), *Gastrana fragilis* (Linné, 1758), *Solen vagina* Linné, 1758, *Lentidium mediterraneum* (Costa, 1829), *Mya arenaria* Linné, 1758, *Abra* sp., *Teredo* sp., *Loripes lucinalis* (Lamarck, 1818) и *Anadara* sp.

Из всех перечисленных видов только личинки и пост-личинки митилястера, анадары и плагиокардиума могли, как и мидии, перемещаться по вертикальным стенкам культиватора и закрепляться на гладкой их поверхности с помощью биссусных нитей. У личинок и пост-личинок митилид *M. adriaticus* и *M. phaseolinus* сходной особенности поведения обнаружить не удалось – возможно, из-за незначительной численности наблюдаемых особей. Педивелигеры остальных видов всегда оставались на дне сосудов в ползающем или лежащем состоянии.

Обсуждение. Обнаруженные двигательные реакции личинок на изменение скорости движения воды, способствующие захвату нитей субстрата, или, наоборот, откреплению от них, дают возможность мидиям оседать и в дальнейшем метаморфизировать в местах, где наблюдается приток воды с кислородом и пищевой взвесью. Эти двигательные реакции, наряду с другими (а именно: гравитационными, световыми таксисами, известными, в первую очередь, по [15]) позволяют мидиям выбирать условия, благоприятствующие их будущему функционированию, включая размножение. Противоположный результат, пока-

занный в [1], свидетельствующий об успешном оседании мидий в местах с пониженной скоростью течения воды, скорее всего, объясняется тем, что в данном случае оседали особи длиной 0,4 – 1 мм. То есть, наблюдали либо первичное оседание педивелигеров на последней стадии задержки метаморфоза, либо вторичное оседание уже пост-личинок.

Стимулирование педивелигеров мидии к захвату вытянутой ногой тонких выростов макроводорослей и других организмов-обрастателей (например, гидроидов) при активации движения воды помогает им удерживаться в прибрежном биотопе во время штормов, противостоять выносу сильным течением в открытое море или прибоем на берег, а также способствует вселению личинок мидий в биотопы с вертикальными поверхностями. Здесь они не рискуют быть засыпанными рыхлым донным субстратом, к жизни в котором не приспособлены, в отличие от большинства других *Bivalvia*.

Сходные адаптивные особенности поведения наблюдаются, скорее всего, у *M. lineatus*, так как его личинки при оседании в значительной степени предпочитают нитчатый субстрат в виде бактериально-водорослевых обрастаний [16].

Что касается анадары и парвикардиума, обитающих во взрослом состоянии на рыхлых грунтах, то способность их педивелигеров и пост-личинок закрепляться биссусом на вертикальной поверхности может свидетельствовать о прохождении их постларвальной стадии в скальных биотопах (ранее было отмечено, что молодь *P. exiguum* часто встречается на коллекторах [17]) с последующим переходом подросших особей на рыхлый грунт.

Исследование потенциальной популяемости мидии (под потенциальной популяемостью понимается число постличинок, появившихся за единицу времени на единице площади поверхности экспериментального субстрата [18]) показало, что на субстратах с ворсистой поверхностью, расположенных в толще воды вертикально, пост-личинкам мидии сопутствуют митилястер, анадара и парвикардиум. То есть, на нитчатые структуры экспериментальных субстратов, оседали именно те личинки *Bivalvia*, которые были способны закрепляться на вертикаль-

ной гладкой поверхности экспериментальных сосудов и удерживаться на ней с помощью биссуса. Это свидетельствует в пользу предположения о стимулировании оседания на нитчатый субстрат личинок этих видов, также как и мидии, при активизация движения воды. Также можно предположить, что другие исследованные двустворчатые моллюски этой способностью не обладают, что подтверждают данные из [6], показывающие, что большинство личинок двустворчатых моллюсков не реагируют на скорость потока воды при оседании.

Обнаруженные у личинок мидий двигательные реакции также объясняют отсутствие влияния химических стимуляторов, эффективно действующих в отношении личинок некоторых других моллюсков, кишечнополостных и полихет, описанные в [8, 9].

Заключение. Механизмы, лежащие в основе процесса оседания личинок бентосных беспозвоночных, могут определять особенности начальных этапов формирования их поселений на естественных и искусственных субстратах и дальнейшее развитие сообществ обрастаний. Причиной стимуляции оседания молодых педивелигеров мидии на нитчатый субстрат при активизации движения воды является их двигательная реакция – вытягивание ноги, с помощью которой в движущейся воде захватываются нити субстрата. «Хватательное» движение молодого педивелигера не эффективно по отношению к гладкой поверхности. Возможность оседать на нитчатый субстрат при активизации движения воды и открепляться от нитей в неподвижной среде позволяет мидии выбирать для развития биотопы, в которых обеспечивается достаточный приток жизненно необходимых ресурсов.

На основании наблюдений двигательных реакций педивелигеров и осевших пост-личинок *Bivalvia*, а также их видового состава на экспериментальных субстратах с нитчатыми структурами выдвинуто предположение, что движение воды может стимулировать оседание на нитчатый субстрат не только личинок *M. galloprovincialis*, *M. lineatus*, *P. exiguum* и *Anadara* sp.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Chipperfield P.N.J.* Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters // *J. Mar. Biol. Assoc.* – 1953. – 32, № 2. – P. 449–477.
2. *DeBlock J.W., Geelin H.J.* The substratum required for the settling of mussels (*Mytilus edulis* L.) // *Arch. nerl. Zool.* – 1958. – № 13. – P. 446–460.
3. *Bayne B.L.* Growth and the delay of metamorphosis of larvae of *Mytilus edulis* (L.) // *Ophelia.* – 1965. – 2, № 1. – P. 1–47.
4. *Bayne B.L.* The biology of mussel larvae / Marine mussel: their ecology and physiology. – Cambridge University Press, Cambridge, U.K. – 1976. – P. 81–120.
5. *Seed R.* The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement // *Oecologia* (Berlin). – 1969. – 3. – P. 277–316.
6. *Crisp D.J.* Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae / Chemoreception in marine organisms. – Academic Press, New York. – 1974. – P. 177–265.
7. *Милейковський С.А.* Екологія і поведінку личинок мідій во время их перебування в планктоне // Промислові двустворчаті моллюски-мідії і їх роль в екосистемах. – Л., 1979. – С. 86–88.
8. *Excess potassium induces larval metamorphosis in four marine invertebrate species / A.J. Yool, S.M. Grau, M.G. Hadfield and others* // *Biol. BUN.* (Woods Hole, Mass.), 1986. – 170. – P. 255–266.
9. *Pechenik J.A., Heyman W.D.* Using KCl to determine size at competence for larvae of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1987. – 112. – P. 27–38.
10. *Eyster L.S., Pechenik J.A.* Attachment of *Mytilus edulis* L. larvae on algal and byssal filaments is enhanced by water agitation // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1987. – 114, № 2/3. – P. 99–110.
11. *Казанкова І.І.* Формирование поселений *Mytilus galloprovincialis* Lam. на искусственных субстратах у южных и юго-западных берегов Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.17. – Севастополь, Институт биологии южных морей НАН Украины, 2006. – 24 с.
12. *Pulfrich A.* Reproduction and recruitment in Schleswig – Holstein Wadden Sea edible mussel (*Mytilus edulis*) populations // *Kieler Meeresforschungen.* – 1995. – 268. – P. 1–150.
13. *Trevelyan G.A., Chang E.S.* Light-induced shell pigmentation in post-larval *Mytilus edulis* and its use as a biological tag // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1987. – 39, № 2. – С. 137–144.
14. *Киселева Г.А.* Размножение и развитие скальной и иловой мидии в Черном море // *Биология моря.* – 1972. – Вып. 2. – С. 88–98.
15. *Bayne B.L.* The responses of the larvae of *Mytilus edulis* L. to light and gravity // *Oikos.* – 1964. – № 15. – P. 162–174.
16. *Киселева Г.А.* Влияние субстрата на оседание и метаморфоз личинок бентосных животных // *Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря.* – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 71–84.
17. *Ревков Н.К.* Коллекторные поселения *Parvicardium exiguum* (Mollusca, Bivalvia). Рост и формирование раковины // *ИнБИОМ АН Украины.* – Севастополь, 1992. – 18 с. – ДепВИНИТИ 20.03.92. No 956–B92.
18. *Казанкова І.І., Щуров С.В.* Пат. 96366 С2 UA, МПК А01К 61/00 Спосіб вивчення поповнення поселень мідій, мітіястера і анадари в прибережній зоні Чорного моря / Казанкова І.І. (UA), Щуров С.В. (UA); заявник Інститут біології південних морів ім. О.О. Ковалевського НАН України (UA). – № а201005467; заявлення 05.05.2010; опубліковано 25.10.2011, Бюл. №20, 2011.