

04
12 1998
1998
СВЕТ
1998
12 1998
1998
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

УДК 591.52 : 577.472

ДОБРЕЦОВ Сергей Владимирович

**ВЫБОР МЕСТООБИТАНИЯ ЛИЧИНКАМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ - МАССОВЫХ
ОБРАСТАТЕЛЕЙ БЕЛОГО МОРЯ**

Специальность: 03.00.08 - Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург - 1998

Работа выполнена в лаборатории зоологии беспозвоночных
Биологического научно-исследовательского института
Санкт-Петербургского государственного университета

Научный руководитель: кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
А.И.РАИЛКИН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, снс.

В.Б.ПОГРЕБОВ,

кандидат биологических наук, доцент

М.Б.ШИЛИН

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится «*21*» мая 1998 г.

в 16 часов на заседании диссертационного совета К063.57.14 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: 199034, С.-Петербург, Университетская наб., д.7/9, Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке С.-Петербургского университета.

Реферат разослан «*15*» *апреля* 1998 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Сухарь
С.И.Сухарева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Важным этапом жизненного цикла донных беспозвоночных животных является выбор местообитания и оседание их личинок, т.е. переход из пелагиали в бенталь. Оседание личинок происходит на специфические субстраты, находящиеся на определенной глубине, в конкретных биотопах.

Особое место среди донных беспозвоночных животных занимают обрастатели, жизнь которых связана с твердыми субстратами естественного (макрроводоросли, камни и т.п.) и искусственного (подводные части гидротехнических сооружений, судов и т.п.) происхождения. Оседание личинок обрастателей происходит на любые новые предметы, оказавшиеся в контакте с водой. Биомасса обрастателей в силу меньшего количества хищников на твердых субстратах и слабой конкуренции между личинками, значительно превосходит численность других бентосных организмов. Все вышперечисленное делает организмов-обрастателей удобными модельными объектами для изучения выбора личинками местообитания и его механизмов.

Исследование биологии организмов-обрастателей и их взаимодействия с разными субстратами имеет большое практическое значение. Ущерб от обрастания судов, причалов, платформ и оборудования, работающего в воде, в мировом масштабе составляет около 50 млрд. долларов в год (Зевина, 1994). Универсальных средств защиты от обрастания, которые бы не отравляли окружающую среду, до сих пор не существует. Знание стратегии выбора личинками одних местообитаний и отвергания других поможет найти безопасные способы предотвращения обрастания.

Несмотря на очевидное фундаментальное и прикладное значение проблемы выбора местообитания и большое число проведенных исследований, мы далеки от понимания того, как же личинки находят конкретный субстрат в определенном биотопе и на определенной глубине. Практически все ранее проведенные работы посвящены выбору личинками того или иного субстрата, т.е. одному из конечных этапов выбора местообитания.

Исходной посылкой данного исследования было предположение, что выбор личинками обрастателей местообитания, вероятно, происходит как сужение пространства поиска: выбор горизонта оседания, биотопа с характерным набором субстратов и, наконец, самого субстрата. Таким образом, была выдвинута гипотеза о том, что выбор

местообитания осуществляется в несколько последовательных этапов (Dobretsov et al., 1996).

Удобными объектами для проверки выдвинутой гипотезы являются массово встречающиеся в обрастаниях гидроидные полипы, усногие раки и двустворчатые моллюски. Исследование выполнялось на следующих видах, относящихся к трем типам беспозвоночных животных: *Obelia* (*Gonothyrax*) *loveni* (тип Cnidaria, кл. Hydrozoa, отр. Thesaurpoda, сем. Campanulariidae), *Mytilus edulis* (тип Mollusca, кл. Bivalvia, отр. Mytiliformis, сем. Mytilidae), *Semibalanus balanoides* (тип Arthropoda, кл. Crustacea, отр. Cyripedia, сем. Archaeobalanidae). Базовым видом, на котором были изучены основные этапы выбора местообитания личинками, служила мидия съедобная, на остальных видах исследовались лишь некоторые из них.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ. Цель данного исследования заключалась в проверке выдвинутой нами гипотезы о многоэтапном выборе местообитания личинками беспозвоночных - массовых обрастателей Белого моря. Задачами экспериментальной работы были:

- выяснить возможность выбора личинками горизонта оседания;
- изучить факторы, влияющие на выбор горизонта личинками;
- изучить влияние биотопа на выбор местообитания личинками;
- выявить аттрактантное или репеллентное действие макроводорослей, пленок микрообрастания и взрослых особей своего вида на личинок беспозвоночных;
- изучить совместное влияние факторов поверхности на оседание и прикрепление личинок.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА. Настоящая работа является первым исследованием, в котором изучены основные этапы поиска местообитания личинками, начиная с момента выбора горизонта оседания до момента выбора субстрата. Разработаны новые методические приемы и сконструированы оригинальные установки для проведения экспериментов. Получены новые данные о поведении личинок, их вертикальном распределении в планктоне, дистантном влиянии макроорганизмов и пленок микрообрастания на личинок, о совместном действии факторов поверхности на оседание личинок. Впервые установлено наличие вертикального перераспределения личинок перед оседанием, а также выбор ими биотопов. Новые данные, полученные в ходе исследования,

позволили сформулировать концепцию четырехэтапного выбора местообитания личинками беспозвоночных - обрастателей.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ. Результаты исследования могут быть применены для управления оседанием и прикреплением личинок беспозвоночных животных. Это позволит приблизиться к выработке нетоксичных способов предотвращения биообрастания объектов, эксплуатируемых в водной среде. Кроме того, результаты данной работы могут быть использованы для интенсификации марикультуры беломорской мидии. Новые методы экспериментального изучения выбора местообитания личинками обрастателей могут применяться в работе с личинками других беспозвоночных.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Результаты исследований докладывались и обсуждались на 31-м и 32-м Морских Биологических Симпозиумах (European Marine Biology Symposium), на семинаре кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ в 1996 и 1997 гг., на 6-й Всероссийской науч.-практ. конф. "Экология и охрана окружающей среды", г.Владимир 1996, на 2-й межд. науч.-практ. конф. "Экология и охрана окружающей среды" г.Пермь 1995.

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 8 работ

СТРУКТУРА РАБОТЫ. Диссертация изложена на 142 страницах машинописного текста, иллюстрирована 35 рисунками и 23 таблицами. Список литературы включает 68 наименований на русском и 124 на иностранных языках. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы.

Данное исследование выполнено при поддержке грантов мэрии для молодых ученых С.-Петербурга № 138-24, № М97-2.АК-110.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В данной главе приводится терминология и определения употребляемых в ходе изложения понятий. Рассмотрено влияние основных факторов среды (освещенности, гравитации, течения, структуры субстрата, макроорганизмов и плесень микроорганизмов) на вертикальное распределение личинок донных беспозвоночных в планктоне и выбор ими субстратов. Отмечено, что оседание личинок на субстрат происходит не случайно, а носит

избирательный характер. Личинками выбираются местообитания, содержащие субстраты, благоприятные для их дальнейшего развития и роста взрослых особей.

Более подробно проведен анализ литературных данных об основных таксисах и выборе субстратов личинками гидроидных полипов, двустворчатых моллюсков и усоногих раков. Особое внимание уделено рассмотрению видов *Obelia* (= *Gonothyraea*) *loveni*, *Mytilus edulis* и *Semibalanus balanoides*, на которых выполнено данное исследование. Известные данные не раскрывают механизмы выбора местообитания личинками. Такие вопросы, как зависимость более поздних этапов оседания от предшествующих, механизмы дистантного поиска субстратов личинками, безвыборочность или высокая специфичность оседания личинок в разных биотопах, влияние комплекса факторов микро- и макроокружения на выбор субстрата личинками, остаются малоисследованными.

В ходе анализа литературы было выдвинуто предположение о возможности существования многоэтапного выбора местообитания личинками. Не исключено, что самым первым этапом является выбор горизонта, в котором будет происходить их оседание. Далее личинки, возможно, осуществляют поиск определенного биотопа, в котором находятся благоприятные для них и для взрослых особей субстраты. Это еще более сужает масштаб поиска подходящего субстрата. Третий этап выбора местообитания личинками - это поиск субстрата. Судя по литературным данным, в случае благоприятного субстрата, подходящего для дальнейшего развития и роста, личинка исследует место оседания и выбирает локальный участок на нем. Выдвинутая гипотеза многоступенчатого выбора местообитания являлась предметом данного диссертационного исследования.

Глава 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Характеристика объектов и районов исследования.

Работа выполнена на Морской биологической станции Санкт-Петербургского государственного университета (о. Средний, губа Чупа Кандалакского залива Белого моря) в 1992-1996 гг. Исследование механизмов выбора местообитания личинками проводили на массовых беспозвоночных-обрастателях Белого моря: *Obelia* (*Gonothyraea*) *loveni*, *Mytilus edulis* и *Semibalanus balanoides*. Всего в ходе работ было обработано 4020 проб планктона и изучено обрастание на 624 субстратах. Лабораторные эксперименты выполнены на 1020 планулах обелии и 560 личинках мидии.

Эксперименты с моллюсками *M. edulis* проводились в литоральной части о. Матренин и на экспериментальном стенде в проливе Подпахта вблизи о. Малый Горелый. Опыты с усоногими раками *S. balanoides* выполняли в Юшковской бухте о-ва Средний. Материал для полевых и лабораторных экспериментов на гидродных полизах Оловени собирали на литорали о-ва Боршовец.

2.2 Морские эксперименты

Вертикальное распределение личинок изучали двумя способами. В первом случае производили по 15 горизонтальных протяжек сетью Джеди по полной воде с глубин 1,5; 2,5; 3; 4,5; 6; 7,5 и 9 м в случае экспериментов с *M. edulis* (июль-август 1994-1995 гг.) или с глубин 1; 2; 3; 4 и 5 м в случае *S. balanoides* (июнь 1995 г.). Кроме того, вертикальное распределение личинок *M. edulis* изучали с помощью специально сконструированной «планктонной ловушки», которая позволяла оценить суммарное количество личинок проходящих в горизонтах 1,5; 2,5; 3; 4,5; 6; 7,5 и 9 м и накапливающихся в планктонных сетках в течение 2 сут. Она состояла из буйка, якоря и соединяющей их веревки, на которой горизонтально с возможностью вращения были закреплены планктонные сетки, по форме напоминающие планктонную сеть Джеди, но имеющие значительно меньшие размеры и снабженные проволочным каркасом. Смыв планктона производили каждые двое суток. Все пробы планктона фиксировали 4%-ным раствором формалина, численность личинок определяли с помощью камеры Богорова. Одновременно с выполнением планктонной съемки собирали пробы воды объемом 6 л батометром БМ-48 и измеряли температуру воды на выбранных горизонтах. Пробы в дальнейшем использовали для определения солености, содержания планктонных водорослей и белка взвеси. Плотность планктонных водорослей вычисляли по количеству хлорофилла согласно формуле Винберга (1960). Концентрацию хлорофилла в пробе с выбранного горизонта вычисляли в трех повторах на спектрофотометре СФ-26 согласно методике Родьера (Rodier, 1978). По методике Лоури (Lowry et al., 1951) определяли содержание суммарного белка взвеси в пробе воды.

Дистантное влияние макроорганизмов на выбор субстрата личинками *M. edulis* изучали с помощью специально сконструированной установки (бокса), по форме напоминающей параллелепипед, открытый сверху и снизу. Главной ее особенностью являлось то, что высокие стенки препятствовали проникновению течения в центральную часть бокса. Установка состояла из 3-х секций, внутри которых вертикально располагали пластины (5x7 см²) и мешочки из газа N 68 с водорослями и взрослыми мидиями.

Оседание педивелигеров *M. edulis* изучали на монофиламентных нитчатых субстратах (капроновая леска, диаметр 0,4 мм), закрепленных в кассетах и установленных на гидрофлогерах. Субстраты экспонировали на глубине 1,5 м в участках биотопов зеленых нитчатых водорослей *Cladophora* sp., хорды *Chorda tomentosa*, мидии *Mytilus edulis*, ламинарии *Laminaria saccharina* и песчано-илистом. Контроль оседания циприсов *S. balanoides*, педивелигеров *M. edulis* и планул *O. loveni* проводили на естественных (камни, водоросли) и на искусственных субстратах.

Изучение степени влияния микрообрастания, микрорельефа, цвета и материала субстрата на оседание мидий выполняли на пластинах (5x7см²), каждая из которых сочетала контрастные градации этих факторов. Пластины экспонировали в течение недели на глубине 1,5 м на гидрофлогере (Раилкин, Фатеев, 1990). Дополнительно изучали влияние смачиваемости естественных (водоросли, камни) и искусственных субстратов (тефлон, полиэтилен, парафин, винипроз) на оседание личинок *M. edulis*.

2.3 Лабораторные эксперименты

Объектами для лабораторных опытов служили личинки *M. edulis* и планулы обелии (*Obelia loveni*). Планул получали в лаборатории непосредственно перед опытами с помощью методик Орлова, Марфенина (1995) и Раилкина (1995). Педивелигеров мидий для экспериментов получали по оригинальной методике (Раилкин, Добрецов, 1994).

Влияние макроорганизмов и пленок микрообрастания на поведенческие реакции личинок *M. edulis* и *O. loveni* изучали с помощью хемотаксической камеры (Раилкин 1994). В центральный отсек камеры наливали морскую фильтрованную воду и отсаживали 20 личинок. В один из боковых отсеков добавляли фильтрованную морскую воду, а в другой - гомогенат водорослей *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *Laminaria saccharina*, *Cladophora rupestris*, моллюсков *Mytilus edulis* или пленку микрообрастания. Гомогенаты получали путем мягкой экстракции. Пленки микрообрастания с талломов *A. nodosum*, *F. vesiculosus*, *L. saccharina* и с *C. rupestris* получали по методике Раилкина (1998). При этом не использовали концевые участки водорослей, для которых показано наличие противообратательных свойств (Орлов, Марфенин, 1995).

Фото- и геотаксис личинок *M. edulis* изучали в цилиндрическом аквариуме с круговым током воды, создаваемым с помощью помпы. Подсчитывали количество личинок в разных горизонтах после затемнения или освещения аквариума. Каждый опыт выполняли в 10 повторностях.

Для изучения влияния водорослей *F. vesiculosus*, *S. lepestris*, *A. nodosum*, *L. saccharina* или факторов субстрата на оседание планул *O. loveni* участки талломов (площадь 3 см²) либо пластины, подобные использовавшимся в опытах с *M. edulis*, помещали в чашки Петри. Затем в них отсаживали по 20 планул обелии. Каждый 24 часа в течение 4 суток подсчитывали процент осевших планул. Опыты проводили в трех повторностях. Контролем служили стерильные чашки Петри без водорослей.

2.4 Количественная обработка результатов

Математическую и статистическую обработку полученных результатов производили на ПЭВМ. Влияние факторов среды на выбор горизонта личинками *M. edulis* исследовали с помощью методов корреляционного анализа. С помощью дисперсионного анализа изучали влияние факторов поверхности на выбор субстрата личинками. Достоверность полученных данных оценивали с помощью критериев t-Стьюдента и Фишера.

Глава 3. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК И ПОСТЛИЧИНОК

3.1 Мидия *Mytilus edulis*

Вертикальное распределение личинок моллюсков в диапазоне глубин 1,5 - 9 м в 1994 и 1995 годах было очень близким. Поэтому в дальнейших расчетах использовали данные 1995 года как наиболее полные и продолжительные. Условно разделим время экспериментов на 3 этапа: до пика оседания на субстраты, в пик оседания и после пика оседания личинок *M. edulis*. Периодом пика оседания будем считать временной промежуток, в котором на субстраты оседает около 90% всех личинок. При этом до пика оседания в пробах планктона будут преимущественно встречаться личинки не готовые к оседанию, а в пик оседания и после него - компетентные.

Исследование показало, что до пика оседания более 45% компетентных личинок мидий с длиной раковины 250-350 мкм, готовых к оседанию, встречались преимущественно на глубине 3 м (рис. 1). Во время пика оседания личинок *M. edulis* и после него характер вертикального распределения педивелигеров изменялся, личинки доминировали на глубине 1-5 м.

Динамика распределения некомпетентных личинок мидий (50-200 мкм) отличалась от рассмотренной выше. Максимум средней численности личинок *M. edulis* до и во время пика оседания приходился на глубину 3 м. С увеличением глубины от 1,5 до 9 м численность личинок уменьшалась до 10 раз. Перераспределения по вертикали у личинок разных размерных групп не наблюдали.

Характер вертикального распределения личинок *M.edulis* в планктоне и на субстратах в целом являлся сходным (рис.2). Все же можно говорить о тенденции личинок в большем количестве оседать на субстраты, экспонированные на глубине 1,5 м, в то время как максимум относительной численности личинок в планктоне приходился на глубину 3м. Полученные экспериментальные данные, очевидно, свидетельствуют о существовании **выбора горизонта** оседания компетентными личинками *M.edulis*. Выбор заключается в перераспределении компетентных личинок мидий по вертикали и их концентрирования в горизонте, в котором и будет происходить их оседание.

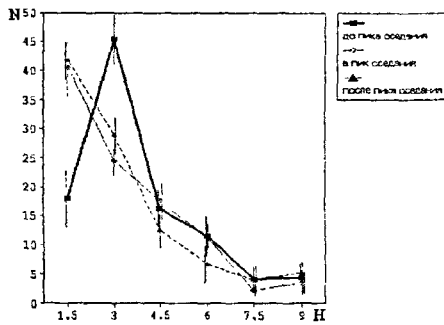


Рис.1 Вертикальное распределение личинок *M.edulis* (250-350 мкм). N- отношение средней численности личинок в горизонте к их общему количеству, в %; Н- глубина (м).

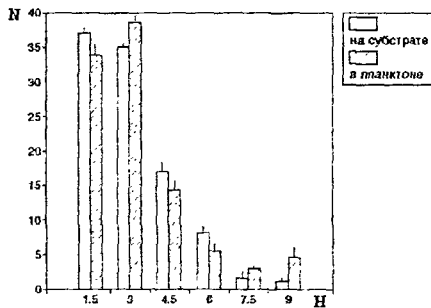


Рис. 2. Вертикальное распределение личинок мидий всех возрастов в планктоне и на искусственных субстратах в период проведения экспериментов. N- Процент личинок в определенном горизонте; Н - глубина (м).

Основной причиной выбора горизонта личинками является изменение таксисов личинок. Нами установлено, что педивелигеры *M.edulis* обладают отрицательным фототаксисом и держатся в придонных слоях. Компетентные личинки характеризуются наличием отрицательного геотаксиса, что обуславливает их подъем в вышележащие слои. Полученные нами данные согласуются с результатами исследования Б.Байне (1976). Нами показано, что численность личинок мидий до оседания положительно коррелирует с температурой воды ($r = -0,63$), а также с распределением пищевых ресурсов - мелких планктонных водорослей (размер меньше 150 мкм) ($r = +0,86$) и белка взвеси ($r = +0,66$). В период оседания педивелигеров их численность была обратно связана с плотностью мелких планктонных водорослей ($r = -0,64$) и белком взвеси ($r = -0,67$), содержание которого отражает главным образом численность бактерий. Отрицательная корреляция между этими параметрами, по-видимому, была обусловлена отсутствием питания у компетентных педивелигеров *M.edulis* (Bayne, 1965).

3.2 Бальянусы *Semibalanus balanoides*

Характер вертикального распределения циприсов *S.balanoides* до пика, в пик оседания на субстрат и после него изменялся. До пика оседания личинки доминировали на глубине 3 м. Компетентные циприсы перераспределялись и концентрировались в слое от 1 до 2 м. Наибольшие плотности бальянусов (около 90 экз./см²) наблюдали на камнях и скалах расположенных на глубинах 1-1,5 м. Таким образом, перед оседанием циприсы *S.balanoides* концентрируются в горизонте, в котором и будет происходить их оседание.

3.3 Обсуждение

Проведенное исследование позволило установить, что личинки *M.edulis* и *S.balanoides*, готовые к оседанию, перераспределяются в слое, в которых в дальнейшем оседают. Такой выбор горизонта оседания может быть связан с ответом личинок на абиотические и биотические факторы среды.

Глава 4. ВЫБОР БИОТОПА ЛИЧИНКАМИ

4.1 Выбор биотопа личинками *Mytilus edulis*

Морские эксперименты показали, что несмотря на отсутствие статистически значимых различий в численности *M.edulis* в планктоне различных изученных биотопов

(*L. saccharina*, *C. rupestris*, *C. tomentosa* и мидиевой банки), оседание личинок на инертные субстраты является неодинаковым. Здесь и далее под *биотопом* мы будем понимать пространственно ограниченную территорию, включающую водную массу и характерные макроорганизмы, являющиеся источником биологически активных веществ, которые могут контролировать оседание и метаморфоз личинок определенного вида. Педивелигеры *M.edulis* в большей мере оседали в биотопах зеленых нитчатых водорослей *C.rupestris*. Наименьшие плотности моллюсков были зафиксированы в биотопах *L.saccharina*, на талломах которой мы спата не встречали. Плотности *M.edulis* на субстратах, экспонировавшихся на мидиевой банке, были сравнимы с оседанием моллюсков на контрольном песчано-илистом участке.

Опыты с использованием экрана от течения (бокса) показали наличие дистантного влияния макроводорослей и взрослых моллюсков на оседание личинок *M.edulis*. В 2 раза большие чем в контроле плотности мидий зафиксированы на субстратах вблизи талломов *C.rupestris* и *F.vesiculosus*. Педивелигеры избегали оседать на пластины вблизи талломов водоросли *L.saccharina* и друз взрослых мидий.

4.2. Обсуждение

Полученные экспериментальные данные показывают, что интенсивность оседания педивелигеров *M.edulis* на инертные субстраты в различных биотопах является неодинаковой, несмотря на близкие численности планктонных личинок в них. Личинки мидии **выбирают биотопы**, где имеются благоприятные для их дальнейшего развития и роста субстраты. Выбор биотопа педивелигерами *M.edulis*, по-видимому, происходит на основе дистантной хеморецепции макроводорослей и взрослых моллюсков.

Глава 5. ВЫБОР СУБСТРАТА ЛИЧИНКАМИ

5.1. Влияние химических факторов

В лабораторных условиях планулы *O.loveni* преимущественно оседают на талломы *F.vesiculosus* и *A.podosum*. Плотности осевших личинок на талломах *L.saccharina* и *C.rupestris* в 30 раз меньше. Полученные данные согласуются с наблюдавшимся в природе распределением колоний *O.loveni*.

В опытах с использованием хемотаксической камеры установлено, что гомогенаты водорослей *L.saccharina* и *C.rupestris* отпугивают планул (табл.1). Использование для опытов гомогенатов было обусловлено малыми размерами камеры, не позволявшей

работать с целыми талломами водорослей, а также трудностью создания необходимой для четкой двигательной реакции личинок концентрации метаболитов макроорганизмов в морской воде. Пленки микрообращения водорослей *L.saccharina* и *C.rupestris* обладали более сильным репеллентным действием, чем гомогенаты этих водорослей. Гомогенаты водорослей *F.vesiculosus* и *A.nodosum* и пленки микрообращения с них привлекали планулы *O.loveni*. Реакция избегания у личинок во многих случаях выражалась в том, что особи, подплывающие близко к мембране, за которой находился гомогенат или пленка микрообращения, снижали скорость движения или останавливались, а затем разворачивались и уплывали в обратном направлении. Угол поворота обычно был близок к 180° . В случае реакции привлечения планулы, попавшие в зону действия аттрактанта, начинали двигаться прямолинейно к мембране с тестируемым гомогенатом или пленкой. В ходе опытов не наблюдали заметного снижения скорости движения планул и частоты их поворотов.

Табл.1 Влияние гомогенатов макроводорослей, взрослых мидий и пленок микрообращения на поведенческие реакции личинок *M. edulis* и *O.loveni*.

Пленка микрообращения или гомогенат макроводоросли	ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ	
	педивелигеров <i>Mytilus edulis</i>	планул <i>Obelia loveni</i>
<i>Fucus vesiculosus</i>	нет реакции	привлечение
пленка микрообращения с <i>Fucus vesiculosus</i>	слабое отпугивание	привлечение
<i>Ascophyllum nodosum</i>	нет реакции	привлечение
пленка микрообращения с <i>Ascophyllum nodosum</i>	слабое отпугивание	привлечение
<i>Laminaria saccharina</i>	отпугивание	отпугивание
пленка микрообращения с <i>Laminaria saccharina</i>	отпугивание	отпугивание
<i>Cladophora rupestris</i>	привлечение	отпугивание
пленка микрообращения с <i>Cladophora rupestris</i>	привлечение	отпугивание
взрослые <i>Mytilus edulis</i>	отпугивание	не исследовали

Гомогенаты водорослей *C.rupestris* обладают привлекающими, а *L.saccharina* отпугивающими педивелигеров *M.edulis* свойствами (табл.1). Гомогенат взрослых мидий отпугивал личинок. Пленки микрообращения с *C.rupestris* и *L.saccharina* демонстрировали соответственно аттрактантное и репеллентное действие на педивелигеров *M.edulis*.

Гомогенаты *F. vesiculosus* и *A. nodosum* не оказывали влияния на личинок, в то время как пленки микрообрастания с них обладали слабым репеллентным эффектом (табл.1). В целом поведенческая реакция личинок мидий протекала по следующей схеме: ползущий моллюск останавливался, затем он начинал вытягивать ногу в разных направлениях, как бы "ощупывая" окружающее пространство. Потом следовал разворот ноги на угол, близкий к 180° , и движение личинки в направлении от мембраны в случае репеллентной реакции или в направлении к мембране - в случае аттрактантной.

Полученные данные показывают, что пленки микрообрастания и гомогенаты водорослей обладают аттрактантным и репеллентным воздействием на личинок *M. edulis* и *O. loveni*. При этом действие пленок оказывается обычно более сильным, чем у гомогенатов. Отсутствие противоречия между нашими данными, полученными с использованием гомогенатов и морскими экспериментами, позволяют предположить, что водоросли также оказывают аттрактантное или репеллентное влияние на педивелигеров *M. edulis* и планул *O. loveni*. Таким образом, **выбор субстрата** личинками осуществляется на основе дистантной хеморецепции макроводорослей, моллюсков и пленок микрообрастания. Макроводоросли, гомогенаты которых были испытаны, в море встречаются большими скоплениями. Выделяя в воду экзометаболиты они могут не только контролировать обрастание на своей поверхности, но и определять выбор биотопа личинками. Возможно, что пленки микрообрастания также могут влиять на выбор биотопа личинками. В пользу последнего говорит тот факт, что площади поверхности макроводорослей и микрообрастания на этих водорослях являются сходными, а метаболическая активность у микроорганизмов более высокой, чем у макроводорослей.

5.2 Совместное влияние физических и химических факторов

Изучение влияния факторов поверхности на выбор субстрата личинками показало, что наибольшую степень влияния оказывало покрытие пластин, - в первую очередь, его гидрофильные или гидрофобные свойства (табл.2). Пленка микрообрастания влияла в 2 раза слабее, около 16% влияния приходилось на шероховатость. Наименьшую значимость имел цвет субстрата. Наиболее привлекательными для личинок *M. edulis* были шероховатые светлые пластины, покрытые парафином и пленкой микрообрастания. Совместное влияние изученных факторов на оседание и прикрепление педивелигеров *M. edulis* оказалось менее выраженным, чем влияние основных изучавшихся характеристик поверхности (табл.2). Статистическое влияние остальных (остаточных) факторов поверхности оказалось небольшим (менее 10%). Это свидетельствует о том, что оседание и прикрепление

личинки *M. edulis* в основном определяется изученными характеристиками поверхности. В опытах по изучению оседания личинок мидий на субстраты с различной смачиваемостью наиболее привлекательным для личинок *M. edulis* был тефлон, обладавший гидрофобными свойствами, наименее - гидрофильный винипроз. Все изученные естественные субстраты были гидрофильными. Педивелигеры мидий предпочитали оседать на слабо гидрофильные водоросли *Cladophora* sp

Табл.2 Результаты дисперсионного анализа влияния факторов поверхности на выбор субстрата личинками *M. edulis*

Факторы поверхности	Сумма квадратов отклонений	Сила влияния факторов, %
ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ:	19028,96	84,2
покрытие	10024,59	44,4
микрообрастание	4887,76	21,6
микрорельеф	3589,29	15,9
цвет	527,34	2,3
ДВУХФАКТОРНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ	1970,73	8,7
покрытие + микрообрастание	956,34	4,2
покрытие + микрорельеф	625,26	2,8
микрообрастание + микрорельеф	219,01	1,0
микрообрастание + цвет	78,84	0,3
ОСТАТОЧНЫЕ ФАКТОРЫ	1593,05	7,1

Примечание: в таблице приведены только статистически значимые ($P < 0,05$) влияния

Для планул *O. loveni* наиболее привлекательными являются темные шероховатые субстраты, покрытые пленкой микрообрастания и гидрофильным поливиниловым спиртом. В ходе экспериментов сила влияния факторов поверхности на планул изменялась. В первый день сила влияния факторов убывала в ряду: микрорельеф (46,6%), покрытие (20,7%), цвет (8,5%), микрообрастание (4,4%). Двухфакторные взаимодействия не играли большой роли в оседании планул. Сила остаточных факторов была незначительной. В течение эксперимента сила влияния основных факторов поверхности уменьшалась, возрастала роль двухфакторных взаимодействий и остаточных факторов. По-видимому, это могло быть связано со снижением избирательности планул *O. loveni* в отношении субстратов, когда они долго не оседали в экспериментальных условиях (Орлов, Марфенин, 1995).

5.3 Обсуждение

Химические вещества, которые выделяются макроорганизмами, а также покрывающими их пленками микрообращения привлекают или отпугивают личинок. Таким образом происходит дистантный **выбор субстрата** личинками. Действие пленок микрообращения на личинок *O.loveni* и *M.edulis* является сходным или более сильным, чем самих макроводорослей. Существующие в морях скопления макроводорослей, по-видимому, могут определять не только выбор субстрата личинками, но и выбор биотопа.

Основными факторами поверхности, влияющими на выбор субстрата личинками *M.edulis* и *O.loveni* являются материал поверхности, пленка микрообращения, рельеф и цвет. Действие этих факторов является независимым друг от друга. На смачиваемость субстрата влияли материал покрытия, пленка микрообращения и рельеф поверхности. Гладкие пластины, покрытые парафином и лишённые пленки микрообращения, обладали наиболее гидрофобными свойствами. Самыми гидрофильными были шероховатые образцы, покрытые поливиниловым спиртом и пленкой микрообращения. Таким образом, смачиваемость как интегральный фактор поверхности влияла на выбор субстрата личинками. В наибольшей степени для педивелигеров *M.edulis* привлекательны гидрофобные субстраты, для планул *O.loveni* - гидрофильные

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования подтвердили гипотезу о многоэтапном выборе местообитания личинками массовых обрастателей. Выявлено сходство стратегий выбора местообитания у видов (*O.loveni*, *M.edulis* и *S.balanoides*), относящихся к трем типам беспозвоночных животных и имеющих планктотрофные либо ледитотрофные личинки.

Обобщая собственные и литературные данные, можно сформулировать следующую концепцию многоэтапного выбора местообитания личинками беспозвоночных животных. Первым этапом является **выбор горизонта оседания**. Перед оседанием личинки могут перераспределяться по вертикали и таким образом концентрироваться в определенном горизонте, в котором в дальнейшем и будет происходить их оседание. Выбор горизонта осуществляется на основе изменения характера таксисов и кинезов личинок непосредственно перед оседанием. Выбор горизонта сужает масштаб поиска субстрата,

облегчает его нахождение. Следующим этапом поиска местообитания является **выбор биотопа**, в котором будет происходить оседание личинок. Как показало данное исследование, главную роль в этом процессе играет дистантная хеморецепция. Доминирующие в биотопах макроорганизмы, например водоросли и моллюски, а также покрывающие их пленки микрообрастания, выделяют в воду биологически активные вещества, обладающие аттрактантными или репеллентными свойствами. Они служат сигналами для выбора личинками биотопа. Третий этап выбора местообитания личинками - это поиск и **выбор субстрата**. Он находится под контролем химических факторов (метаболитов макро- и микроорганизмов), а также физических факторов (материала поверхности, рельефа и цвета). Действие факторов поверхности на личинок - независимо друг от друга. Смачиваемость является интегральной характеристикой поверхности, во многом определяющей выбор субстрата. На нее влияют материал субстрата, рельеф и пленка микрообрастания. На завершающем этапе личинки сидячих видов беспозвоночных осуществляют **выбор участка субстрата**, т.е. конкретного места для прикрепления. Если субстрат оказывается неподходящим, личинка может открепиться и снова продолжить выбор местообитания.

Таким образом, стратегия выбора местообитания личинками заключается в постепенном сужении пространства поиска на основе рецепции ими ключевых физических и химических факторов среды, включая на последнем этапе факторы самого субстрата. Рассмотренная стратегия выбора местообитания повышает вероятность встречи личинок с субстратом, подходящим для дальнейшего развития и роста.

ВЫВОДЫ

1. До пика оседания максимальная численность личинок двусторчатого моллюска *Mytilus edulis* и усонотого рака *Semibalanus balanoides* была зарегистрирована на глубине 3м. В пик оседания на субстраты личинки мигрировали в горизонт, в котором они преимущественно оседали. *M. edulis* - на глубину 1,5м, *S. balanoides* - на глубину 1-1,5м. Такое перераспределение личинок непосредственно перед оседанием можно назвать **выбором горизонта оседания**.

2. Вертикальное распределение личинок *M. edulis* в планктоне определяется их поведенческими реакциями (фото- и геотаксисами) и отношением к пище. Численность

питающихся личинок до оседания положительно коррелирует с концентрацией мелких планктонных водорослей размером менее 150 мкм ($r = +0,86$) и белка взвеси ($r = +0,66$). В пик оседания численность непитающихся педивелигеров отрицательно связана с численностью мелких планктонных водорослей ($r = -0,64$) и белком взвеси ($r = -0,67$).

3. Интенсивность оседания педивелигеров *M.edulis* на инертные субстраты в биотопах *Laminaria saccharina*, *Cladophora rupestris*, *Chorda tomentosa* и мидиевой банки была различной, несмотря на одинаковые численности планктонных личинок в них. Описанное явление справедливо назвать **выбором биотопа** оседающими личинками.

4. В выбранном биотопе личинки моллюска *M.edulis* избирательно оседают на талломы водорослей *C.rupestris* и избегают *L.saccharina*; планулы гидроидного полипа *Obelia (Gonothyrea) loveni* предпочитают талломы водорослей *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus*, но не оседают на водоросли *L.saccharina* и *C.rupestris*. Таким образом, **выбор субстрата** личинками, очевидно определяет характерное распределение ювенильных (у *M.edulis*) и взрослых (у *O.loveni*) особей на соответствующих субстратах.

5. Установлено, что выбор биотопа основан на дистантной хеморецепции личинками *M.edulis* и *O.loveni* макроводорослей. Выбор субстрата и, вероятно, биотопа связан с дистантной хеморецепцией личинками пленок микрообрастания. Действие метаболитов пленок микрообрастания является сходным или более сильным, чем самих макроводорослей.

6. Важным интегральным фактором выбора субстрата личинками *M.edulis* и *O.loveni* является смачиваемость поверхности. В наибольшей мере для педивелигеров *M.edulis* привлекательны гидрофобные субстраты, а для планул *O.loveni* - гидрофильные.

7. Основными факторами поверхности, влияющими на выбор субстрата личинками *M.edulis* и *O.loveni*, являются материал поверхности, пленка микрообрастания, рельеф и цвет. Действие этих факторов независимо друг от друга.

8. Выбор местообитания личинками *Obelia loveni*, *Mytilus edulis* и *Semibalanus balanoides*, относящимися к трем типам беспозвоночных, по-видимому, происходит следующим образом. Изменение таксисов личинок перед оседанием приводит к их концентрированию в том горизонте, в котором и будет происходить оседание. Транспортируясь течениями, личинки попадают в биотопы, макроорганизмы и, вероятно, микроорганизмы которых выделяют химические вещества, сигнализирующие личинкам о пригодности или непригодности данного места для оседания. На третьем этапе личинки

находят субстраты, подходящие для оседания, прикрепления и дальнейшего развития. На завершающем этапе выбора местообитания личинки **выбирают** подходящий **участок** поверхности для прикрепления.

Таким образом, выбор местообитания личинками состоит из четырех последовательных этапов: выбора горизонта, биотопа, субстрата и участка субстрата.

Публикации по теме диссертации:

1. Добрецов С.В., Раилкин А.И. Корреляционные связи морского микрообрастания и макрообрастания // Биология моря 1994. Т. 20. N 2. С. 115-119.
2. Dobretsov S.V., Railkin A.I. Correlative relationships between marine microfouling and macrofouling// Russ.J.Mar.Biol. 1994. V.20, N 2. P. 87-90.
3. Добрецов С.В. Выбор субстрата личинками мидии съедобной *Mytilus edulis* (Mollusca, Filibranchia)// Докл. 2 межд. науч.-практ. конф. "Экология и охрана окружающей среды", 1995 г. Пермь, ч.3 С. 10-11.
4. Добрецов С.В., Раилкин А.И. Влияние характеристик поверхности на оседание и прикрепление личинок мидии съедобной *Mytilus edulis* (Mollusca, Filibranchia)// Зоол.журнал. 1996. Т. 75, вып.4. С. 499-505.
5. Dobretsov S.V., Railkin A.I., Zubacha M.A. Adaptations to the primary habitat choice in *Mytilus edulis*// Abstr. 31st EMBS. St. Petersburg. Zoolog. Inst., Russ. Academy of Sci., 1996 St. Petersburg (Russia), P.50.
6. Добрецов С.В. Выбор района оседания личинками мидии съедобной// Докл. 2-й Международной и 6 Всероссийской научн.-практ. конф. "Экология и охрана окружающей среды", 1996 г. Владимир, С. 23.
7. Dobretsov S.V. The role of algae and bacterial film in the recruitment of hydrozoan larvae// Abstr. 32nd EMBS, 1997 Lysekil (Sweden), P.100.
8. Wahl M., Dobretsov S.V., Mark O. Influence of organismic microhabitat on recruitment// Abstr. 32nd EMBS, 1997 Lysekil (Sweden), P.138-139