

Sea. The period of larval development of *V. stroemia* from nauplius first to attachment of ciprid (from middle of June to August) is shifted to a later time of season, contrasted with boreal waters, and the duration of this period is shorter. For attachment the larvae prefer nanutal immovable substratum. The metamorphosis of *V. stroemia* was investigated by light and scanning electron microscopy. Asymmetry appears at the early stages: the frontal part of ciprid turns to the left or the right; primordial valves of the same names are not identical and have a net-looking (honeycomb-looking) structure. There is a rudiment of peduncul. Metamorphosis takes about 48 hours.

УДК 593.712

Д. В. Орлов, Н. Н. Марфенин

ПОВЕДЕНИЕ И ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК БЕЛОМОРСКОГО ГИДРОИДА *CLAVA MULTICORNIS* (ATHECATA, HYDROZOA)

Колонии гидроида *Clava multicornis* обрастают талломы *Asco-phyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* преимущественно в точках разветвления и серединах стеблей, отличаясь «пятнистым» распределением на литорали. Плотные поселения *C. multicornis* встречаются в местах затишья, защищенных от течений и штормов (Aldrich, 1980; Марфенин, 1985). Личинки его обладают положительным фототаксисом, который теряется по достижении планулой возраста 30 ч или в присутствии *A. nodosum* (Williams, 1965). Известно также, что при увеличении скорости течения до 2 см/с направление движения планул становится параллельным водному потоку (Williams, 1965). Приведенные сведения о поведении планул *C. multicornis* не дают возможности объяснить распределение гидроида на литорали. Мы попытались провести всесторонние исследования жизнедеятельности планул этого вида, чтобы выявить особенности поведения планул, их реакцию на разные факторы окружающей среды, контролирующие поиск места оседания, индуцирующие прикрепление и метаморфоз планул, и, таким образом, определяющие распределение гидроида в пространстве.

Исследования проводили на Беломорской биологической станции МГУ. Наблюдали за распределением вида на литорали пролива Великая Салма и поведением личинок в лабораторных условиях.

Для проведения экспериментов получали планул примерно одного возраста методом внезапного освещения после достаточно продолжительного затемнения (Williams, 1965). Для этого куски талломов *A. nodosum* с колониями *C. multicornis*, собранные в отлив на литорали, помещали в аэрируемый сосуд и накрывали черным колпаком. Через сутки колпак снимали. Мгновенное увеличение освещенности способствует освобождению личинок из гонангиев, после чего они опускаются на дно. Оттуда их осторожно собирали пипеткой и переносили в экспериментальные сосуды.

Для выяснения роли фототаксиса в поведении планул были сделаны экспериментальные установки трех типов. Пробирки 5 см длиной окрасили снаружи в черный цвет, оставив прозрачным участок в 1 см посередине. Стандартные чашки Петри также окрашивали в черный цвет, за исключением небольшого участка в виде круга диаметром 1 см посередине крышки или квадрата со стороной 5 мм на боковой стенке у дна сосуда. Солнечные лучи, проходящие через прозрачные участки, создавали на дне чашек освещенные зоны соответствующих размеров: круг диаметром 1 см или полосу шириной 5 мм. Освободившихся планул в возрасте до 2 ч запускали в опытные сосуды и наблюдали за их распределением.

Для определения эффекта течений личинки выпускали в специально изготовленные из оргстекла установки — круговые каналы разных размеров с наклонными и вертикальными боковыми стенками. Течение в каналах создавали двумя струями воздуха, направленными касательно к поверхности воды. Воздух подавали от аквариумных микрокомпрессоров к пастеровским пипеткам. Регулируя подачу возду-

ха с помощью зажимов, а также меняя положение пипеток относительно поверхности воды, изменяли скорость потока в канале. Последнюю измеряли по движению мелких частиц в придонном слое воды. Показателем реакции на воздействие того или иного фактора считали изменение поведения планул, направления их движения, времени оседания и выбора места прикрепления.

Эксперименты и наблюдения проводили при рассеянном освещении. Температура в лаборатории держалась в пределах 14—16°.

В проливе Великая Салма Белого моря стелющиеся колонии *C. multicornis* обрастают талломы *A. nodosum* и в меньшей степени *F. vesiculosus*, т. е. водоросли верхней литорали. В отличие от гидроидов подотряда Тесарфог, которые растут линейно во многих направлениях, гидролиза *C. multicornis*, спирально закручиваясь, образует компактные колонии, сидящие в пазухах, междоузлиях, дуплах, прорывах и у основания ацептакул талломов *A. nodosum*, как в укрытиях. Последние защищают нежных полипов от осушения и ветра во время отливов, сильных течений, штормов, механических повреждений другими животными, компенсируя тем самым отсутствие перисарка, который выполняет опорную и защитную функцию у представителей подотряда Тесарфог.

Распределение гидроида на талломах зависит от скорости роста последних. Колонии находятся в старой его части, а молодая зона годового прироста свободна от обрастаний и заселяется личинками в течение нового репродуктивного периода. Это можно объяснить тем, что апикальные участки побегов содержат множество железистых клеток, активно секретирующих экзометаболиты, которые и отпугивают личинки эпифитов (рис. 1).

В первой половине августа из гонангиев освобождаются ярко-оранжевые личинки, часть которых, возможно, относится течением на соседние кусты водорослей или на другие ветви этого же таллома. Средняя длина личинок *C. multicornis* по результатам 100 измерений составляет 0,4 мм (максимальное отклонение 0,1 мм). Они обладают характерными внешним обликом, способом передвижения и, возможно, строением тела. В то время как бес-

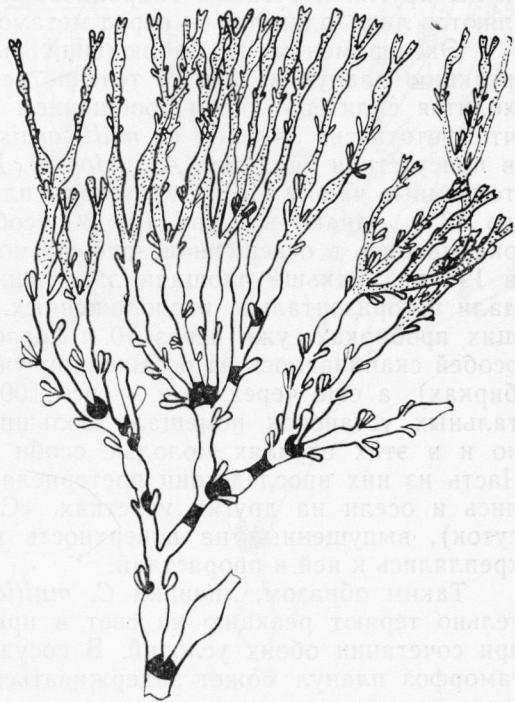


Рис. 1. Распределение компактных колоний *Clava multicornis* на талломе *Ascophyllum nodosum* (колонии обозначены черным цветом; пунктирная зона — апикальные необрастаемые гидроидами участки)

цветные эллипсоидальные планулы других гидроидов (*Obelia loveni*, *O. longissima*, *O. flexuosa*, *Dynamena pumila*, *Bougainvillia supercirialis*) плавают при помощи жгутиков, червеобразные оранжевые личинки *C. multicornis* с хорошо заметной головкой на переднем конце и без

ресничного покрова передвигаются наподобие пяденицы (рис. 2). Задняя половина тела изгибается до положения, когда оба конца находятся рядом, и прилипает к субстрату. Затем головной конец открепляется и планула вытягивается в направлении движения, после чего весь процесс повторяется. Головной конец планулы постоянно совершает рыскающие движения влево — вправо — вверх — вниз или очерчивает окружности разного диаметра. Создается впечатление целенаправленного поиска места прикрепления. Когда личинки ползали по горизонтальному дну лабораторных сосудов, они часто становились вертикально, раскачивая головным

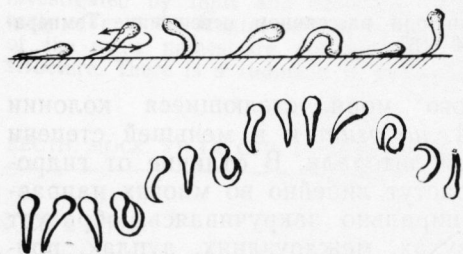


Рис. 2. Движение планулы *Clava multicornis*

концом. Такое странное поведение вскоре объяснилось. Вследствие мощного отрицательного геотаксиса (см. ниже) планулы целенаправленно ползут вверх по ветвям *A. nodosum* в море или по боковым стенкам лабораторных сосудов, и положение на горизонтальной плоскости для них ненормальное. Поэтому и поведение на дне чашек Петри было столь своеобразным. Таким образом, главный отличительный признак активных личинок *C. multicornis* — это периодическое прикрепление к субстрату в процессе передвижения, в то время как планулы других изученных гидроидов, по нашим наблюдениям, прикрепляются лишь один раз — перед метаморфозом.

Эксперименты и наблюдения выявили сильную положительную реакцию планул на свет в течение всего активного периода. Это расходится с литературным сообщением (Williams, 1966), где говорится, что фототаксис личинок *C. multicornis* пропадает в возрасте 30 ч или в присутствии талломов *A. nodosum*. Для проверки этих данных в затемненные чашки Петри запускали планул разных возрастов — от 0,5 до 48 ч, однако все они (по 30 особей в трех сосудах) через 24 ч оказывались в освещенной зоне, несмотря на то что ее площадь была в 195 раз меньше площади дна чашки Петри. Подобное мы наблюдали в горизонтально расположенных, наклонных и вертикально стоящих пробирках: уже через 10 ч после запуска 90% разновозрастных особей скапливалось на освещенном участке (по 18 планул в трех пробирках), а еще через 10 ч — все 100%. В некоторые из экспериментальных установок помещали большие куски талломов *A. nodosum*, но и в этих случаях молодые особи собирались в освещенной зоне. Часть из них впоследствии претерпела метаморфоз, а другие расплодись и осели на других участках. «Старые» личинки (возраст более суток), выпущенные на поверхность водоросли, уже через 4 ч прикреплялись к ней и прорастали.

Таким образом, личинки *C. multicornis* в возрасте 30 ч действительно теряют реакцию на свет в присутствии *A. nodosum*, но лишь при сочетании обоих условий. В сосудах с чистой морской водой метаморфоз планул может задерживаться на неделю, и в течение всего этого времени личинки позитивно реагируют на свет. С другой стороны, наблюдения в аквариумах за поведением личинок на целых кустах водорослей и в чашках Петри на кусках талломов показали, что после «рождения» планулы также стремятся в максимально освещенную зону вплоть до момента прикрепления (исследовано 1020 особей). Видимо, положительным фототаксисом обладают активные планулы в

процессе созревания (см. ниже). Как только личинка готова прикрепиться, ее поведение уже в большей степени зависит от факторов, индуцирующих метаморфоз.

Кроме фототаксиса поведением планул *C. multicornis* управляет отрицательный геотаксис, выраженный в том, что все особи целенаправленно двигаются вверх по вертикальной или наклонной плоскости. Геотаксис выражен слабее световой реакции. В чашках Петри личинки ползут к источнику света вне зависимости от его расположения относительно наклона дна. Когда высокий кристаллизатор помещали в темноту или на рассеянный свет, подавляющее большинство планул двигалось по боковым стенкам, но некоторые оставались на дне. Если этот кристаллизатор опустить в черный сосуд большего размера, а сверху осветить, то все особи вскоре окажутся у самой поверхности воды. В случае затемнения верхней части кристаллизатора и направления света снизу все личинки собираются на дне. Эта особенность поведения планул мешала изучению воздействия разных факторов на их оседание в лабораторных сосудах, поскольку почти все особи стремились заползти на боковые стенки и останавливались только у поверхности пленки натяжения воды.

В естественных условиях эффекты положительного фототаксиса и отрицательного геотаксиса совпадают, обуславливая движение личинок *C. multicornis* строго вверх по ветвям водорослей. Так заселяется зона годового прироста. Целые кусты *A. nodosum* и *F. vesiculosus* (по 15 экз.) собирали на литорали в середине августа (в конце репродуктивного периода *C. multicornis*), просматривали под биноклем, отмечая распределение первичных полипов. Осевшие планулы располагаются всегда выше материнских колоний в зоне прироста (обнаружено 1427 особей) в разного рода углублениях, щелях, повреждениях поверхности (330 особей), междоузлиях и пазухах (1097). В апикальной зоне железистых клеток осевшие планулы не встречаются. Видимо, расселение останавливается у нижней границы железистой зоны (рис. 3).

Тенденция планул заползать в углубления и канавки говорит о присутствии еще одного таксиса, определяющего поведения планул, — схизотаксиса. Последний свойствен личинкам изучаемого вида на протяжении всего активного периода, что стало ясно в результате наблюдений и экспериментов как в естественных, так и в лабораторных условиях. Планулы оседали на ровной поверхности водорослей или дна

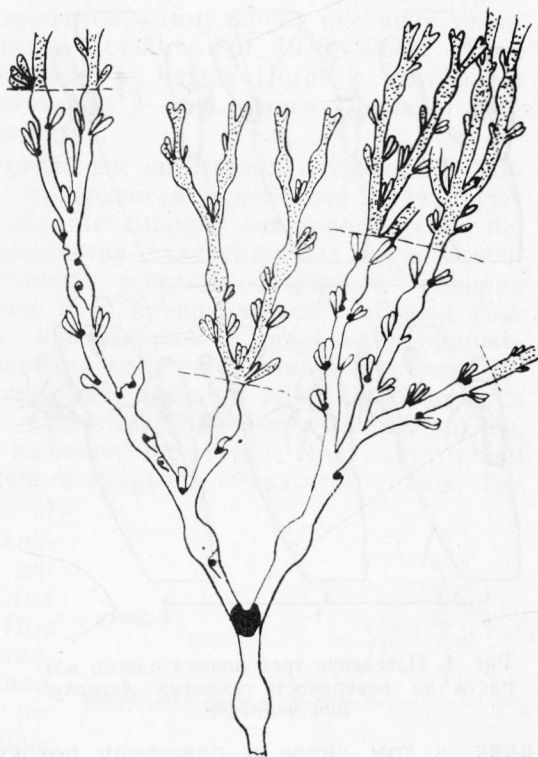


Рис. 3. Распределение первичных полипов на талломе *Ascophyllum nodosum*

сосудов только при отсутствии подходящих мест или же если в подобные места уже осели другие особи. Последняя закономерность указывает на существование отталкивающих внутривидовых взаимодействий: планулы оседают не ближе, чем на расстоянии 6 мм друг от друга. Такой вывод был сделан на основе измерений интервалов между первичными полипами на целых водорослях и в лабораторных установках.

Если поместить трех планул на кусочек водоросли, можно наблюдать воздействие внутривидовых взаимодействий между личинками и первичными полипами (рис. 4). Когда активная планула приближается к уже осевшей на

6 мм, она резко меняет направление движения, словно натолкнувшись на невидимый барьер. Планулы могут двигаться совсем рядом, но стоит одной из них прикрепиться, как другие особи уже не способны приблизиться к ней ближе, чем на 6 мм. Вследствие этого фактора число осевших особей прямо зависит от наличной площади.

Следующий фактор, который оказывает сильное воздействие на личинок, — течение. Распределение плавающих планул гидроидов зависит от силы и направления водных потоков, скорости которых достигают на Еремеевском пороге значительной величины. Планулы гидроидных пассивно носятся течениями и способны закрепиться на субстрате лишь в «тихую» воду. В отличие от них личинки *C. multicornis* постоянно «приклеены» к поверхности водорослей передним или задним концом и так прочно, что мы не смогли создать в экспериментальных каналах потока, который открепил бы личинки от субстрата. При максимальной скорости 6 см/с в опытных установках планулы двигались в разных направле-

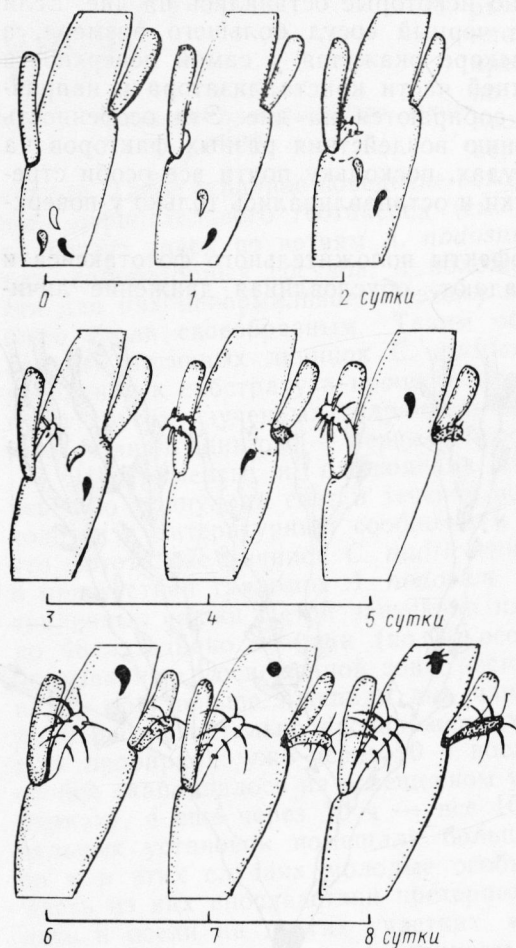


Рис. 4. Поведение трех планул одного возраста на поверхности таллома *Ascophylum nodosum*

ниях, в том числе и навстречу потоку. Наши данные расходятся с результатами другого автора (Williams, 1965): планулы *C. multicornis* при скорости течения более 2 см/с ползли только параллельно потоку.

Мы проверили воздействие такого течения на оседание планул. Несмотря на то что движение воды не влияет на распределение активных планул, метаморфоз возможен лишь при скорости течения менее 4 мм/с. Большинство осевших личинок прикрепились в неподвиж-

ной воде (всего 10 из 280 запущенных в каналы), четыре особи проросли при скорости течения 2 мм/с и одна личинка — при 3 мм/с. Следовательно, можно предположить, что оседание планул *C. multicornis* зависит от приливно-отливных циклов и происходит лишь в «тихую» — малую или полную воду, когда водные движения в проливе минимальны. Кроме этого локализация колоний в укрытиях на поверхности талломов и в самой гуще водорослевых зарослей позволяет личинкам оседать в особых гидродинамических условиях. Именно специфический микроклимат, создающий затишье на общем фоне сильных течений и определяемый избирательным поведением планул, создает единственно благоприятные условия для жизнедеятельности нежных, лишенных опорного перисарка полипов.

Планулы прикрепляются на поверхности водорослей уже через 22 ч после выхода из споросаков. В чашках Петри с чистой морской водой прикрепление, а следовательно, и метаморфоз, задерживались на несколько суток и даже на неделю, по истечении которых подавляющее большинство планул деградировало. Значит, именно комплекс факторов, связанный с поверхностью талломов, индуцирует прикрепление и, как следствие, метаморфоз личинок *C. multicornis*. По предварительным экспериментальным результатам, не подтвержденным строго статистически, этими факторами являются осушение и слизистый слой. Последний, включающий бактерии, диатомей, аморфный органический материал и споры макрофитов, стимулирует оседание личинок многих морских беспозвоночных (Zobell, Allen, 1935; Wood, 1950). Что касается осушения, то если воду из чашек Петри с активными планулами периодически отсасывать на 2—3 ч, многие личинки прорастают в полипов уже на вторые сутки.

Таким образом, по предварительным сведениям, осушение и бактериальная слизистая пленка с поверхности водорослей индуцируют прикрепление планул *C. multicornis*. Метаморфоз без прикрепления невозможен, так же как и у большинства прикрепленных беспозвоночных. По достижении благоприятных условий созревшая личинка *C. multicornis* в возрасте не менее 22 ч прикрепляется головным концом к субстрату и окружается, превращаясь в маленький оранжевый шарик. Через сутки уже заметна пара зачаточных щупалец, затем, спустя сутки, появляются еще два, молодой полип вытягивается в высоту, а по прошествии трех дней вырастает третья пара щупалец, прорывается гипостом и полип начинает питаться. При достаточном обилии пищи в основании первичного гидранта образуется стolon. Так формируется новая колония (рис. 5).

Итак, освободившиеся из споросаков материнских колоний личинки заселяют приросшие за год ветви литоральных водорослей. Под влиянием положительного фототаксиса, отрицательного геотаксиса, схизотаксиса и отрицательной реакции на уже осевшие личинки планулы целенаправленно ползут вверх по кустам водорослей, заползая поодиночке в междоузлия, щели, канавки, прорывы талломов. Привлекаемые слизистым бактериальным слоем, покрывающим водоросль, планулы прикрепляются к ее поверхности (возможно, во время отлива) и претерпевают метаморфоз, превращаясь в первичных полипов.

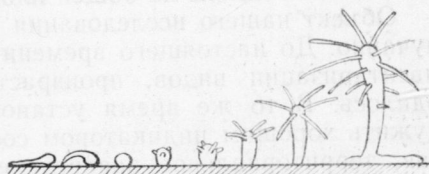


Рис. 5. Метаморфоз личинки *Clava multicornis*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Марфенин Н. Н. 1985. Образование компактных стелющихся колоний у гидроидов на примере *Clava multicornis*//Зоол. журн. 54, № 7. Aldrich J. C. 1980. Analysis of environmental gradients and patchiness in the distribution of the epiphytic marine hydroid *Clava squamata* Forskal//Mar. Ec. Prog. Ser. 2. Williams G. B. 1965. Observations on the behaviour of the planulae larvae of *Clava squamata*//J. Mar. Biol. Ass. UK. 45. Wood E. J. 1950. Investigations on underwater fouling. The role of bacteria in the early stages of fouling//Aust. J. Mar. Freshwater Res. 1. Zobell C. E., Allen E. C. 1935. The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surfaces//J. Bacteriol. 29.

Поступила в редакцию
17.05.93

D. V. Orlov, N. N. Marfenin

BEHAVIOR AND SETTLEMENT OF THE WHITE SEA HYDROID *CLAVA MULTICORNIS* (ATHECATA, HYDROZOA)

The distribution of *Clava multicornis*, whose colonies live in forks and damaged places on algae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*, is determined by the behavior of the hydroid's larvae. After being released, the larvae are creeping up the algal branches, being influenced and directed by positive schizo- and phototaxis, negative geotaxis and intraspecific interactions. Larvae are always attached to the surface of algae, and in consequence they are indifferent to currents. Slime bacterial film, covering the surface of algae and, possibly, the intertidal drainage stimulate the process of attachment and metamorphosis of *C. multicornis* larvae.

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16, БИОЛОГИЯ. 1993. № 4

УДК 582.32(470.311)

З. А. Слuka

БРИОФЛОРА В ЗЕЛЕННЫХ МАССИВАХ г. МОСКВЫ

Настоящая статья написана на основании собственных материалов 10-летних исследований бриофлоры Москвы. За период с 1981 по 1991 г. совместно с Л. И. Абрамовой изучена бриофлора в 11 лесопарках (Лосиный остров, Битцевский, Петровский, Измайловский, Юго-Западный, Хорошевский, Покровское-Стрешнево, Фили-Кунцево, Кузьминки, Бутовский, Терлецкий), четырех парках (Кусковский, Ленинские горы, Бирюлевский, Царицыно) и Серебряноборском опытном лесничестве Москвы на общей площади 8504,6 га.

Объект нашего исследования — бриофлора Москвы — выбрана не случайно. До настоящего времени ее специально не изучали и поэтому инвентаризации видов, произрастающих на ее территории, не проводилось. В то же время установлено, что многие виды мхов могут служить хорошим индикатором состояния окружающей среды, а их состав, территориальное распределение, количественное участие в формировании растительного покрова отражает степень влияния рекреационной нагрузки на природу.

В имеющихся публикациях приводятся краткие сведения о мхах при геоботанических описаниях типов леса только по лесопаркам Лосиный остров (Иваненко, 1923, 1929; Полякова и др., 1983), Измайловский (Першина, 1932; Полякова и др., 1983), Серебряноборскому опытному лесничеству (Никитин, 1961; Полякова и др., 1981) и парку Царицыно (Полякова и др., 1983), а в работах М. С. Игнатова и