

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕНОЗА ОБРАСТАНИЯ

В. Д. БРАЙКО, М. А. ДОЛГОПОЛЬСКАЯ

(Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь)

Прослежены процесс формирования обрастаний от момента оседания личинок до развития сложного ценоза, а также последующие его изменения. Установлены причины, обуславливающие сукцессивный характер развития ценоза обрастаний, а также сроки достижения сообществом конечной стадии развития.

Последовательность в развитии разных видов зообрастания в основном определяется сроком появления личинок в море. Помимо этого, в формировании сообщества обрастаний большое значение имеют взаимоотношения сукцессивного характера между популяциями отдельных видов, в итоге приводящие иногда к полной замене одних обрастателей другими.

Изучение закономерностей развития обрастания, определяемых внутриценозическими отношениями его компонентов — проблема весьма актуальная. С целью выяснения связанных с ней вопросов начиная с февраля 1970 г. проводились ежемесячные наблюдения за развитием обрастаний в двух районах Севастопольской бухты — у ее входа и вершины (район Инкермана).

Формирование ценоза обрастаний прослежено в основном на стеклянных пластинах ( $5 \times 10$  см), установленных на глубине 2 м. Осевшие организмы подсчитывали на всей поверхности пластин после месячного пребывания их в море. Затем образцы снова вывешивали в море, что давало представление о характере обрастания в зависимости от продолжительности пребывания пластин в море. В местах их экспонирования еженеделно сетью Джели (газ № 35) собирали зоопланктон. Горизонт 8—0 м, средняя глубина места взятия проб — 10—12 м.

Проведенные исследования показали, что личинки обрастателей встречаются в планктоне практически на протяжении года, однако численность их изменяется не только в разные сезоны, по месяцам и декадам, но даже в течение суток, что связано с циклическостью их размножения и в какой-то мере определяется гидрологическим режимом района. У *Balanus improvisus*, например, резкое снижение численности личинок иногда может быть вызвано грибковым заболеванием взрослых особей, поражающим в теплое время года яйцевые массы [9]. Однако все эти изменения носят более или менее установившийся характер, что позволяет выявить закономерности, общие для наиболее массовых видов обрастателей.

Наблюдения прошлых лет [2], а также результаты исследований за 1970 г. показали, что с января по март личинки обрастателей встречаются в планктоне в минимальном количестве; с апреля (реже с марта) по июнь их численность максимальна при явном доминировании двух-трех видов. С июля (реже с августа) по сентябрь наблюдается наибольшее видовое разнообразие личинок при относительно низкой их

численности. С сентября по январь видовой состав обедняется, но сравнительно увеличивается численность (см. таблицу). Указанные сроки массового появления личинок и спады их развития из года в год могут сдвигаться в ту или иную сторону, что, помимо прочих причин, определяется термическим режимом моря. При этом установленная закономерность количественного развития личинок обрастателей в планктоне сохраняется.

Содержание личинок обрастателей (экз/м<sup>3</sup>) в планктоне Севастопольской бухты

Организмы планктона	Май		Июнь			Июль			Август		
	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III

В вершине бухты

Cirripedia	3900	1100	500	400	300	3600	600	—	300	0	2
Lamellibranchia	200	200	100	100	0	0	0	—	800	0	12
Bryozoa	100	0	0	0	0	0	0	—	200	0	2
Polychaeta	400	300	200	600	400	500	1500	—	1300	0	0
Прочие	9005	7001	4100	6500	16317	39317	11742	—	26505	3919	5541

У входа в бухту

Cirripedia	3800	1300	1003	2400	200	600	300	100	300	1	200
Lamellibranchia	100	200	7	500	0	0	0	0	0	0	0
Bryozoa	2	0	0	300	2	0	0	4	0	0	2
Polychaeta	500	500	100	800	100	14	800	1100	6	200	0
Tunicata	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Прочие	10008	4703	1700	18810	3809	6124	21508	5641	12320	8193	2324

Организмы планктона	Сентябрь			Октябрь			Ноябрь			Декабрь		
	I	II	III	I	II	III-I	II	III-I	II	III		

В вершине бухты

Cirripedia	2	0	6	200	110	124	1102	1036	905	200
Lamellibranchia	0	6	2	0	8	200	600	400	300	2
Bryozoa	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Polychaeta	0	1	100	100	1200	1000	1100	300	100	6
Прочие	9913	9820	17956	13924	6513	11601	11912	15100	13219	6210

У входа в бухту

Cirripedia	400	0	101	400	500	2800	1315	—	515	500
Lamellibranchia	4	0	4	0	0	600	0	—	100	100
Bryozoa	0	0	1	0	0	0	100	—	0	0
Polychaeta	200	2	14	500	200	1100	0	—	100	4
Tunicata	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0
Прочие	11217	21748	7840	28429	7531	29502	3509	—	9020	11421

Примечание. I—III — декады.

Видовой состав личинок обрастателей в планктоне часто оказывается беднее такового в ценозе обрастания, формирующегося на экспериментальных пластинах. Так, личинки *Botryllus schlosseri*, трубчатых червей (род *Spirorbis*), лецитотрофные личинки мшанок, планулы гидроидов в количественных вертикальных ловах попадают крайне редко, в то же время в обрастаниях — это обычные виды. Такое несо-

ответствие связано с особенностями экологии названных групп — у них очень короткая пелагическая стадия и у многих, кроме того, ограниченный ареал (держатся они преимущественно вблизи родительских колоний). И все же, судя по интенсивности заселения пластин, личинки обрастателей в отдельных биотопах в весенне-летний период играют немаловажную роль. Наиболее массовыми в планктоне Севастопольской бухты являются личинки *B. improvisus*, затем велигеры мидий — *Mytilus galloprovincialis* и в меньшей мере цифонаутесы мшанок — *Electra pilosa*, *E. monostachys*, *Conopeum seurati*.

Особенно четкая связь между содержанием личинок в планктоне и их оседанием наблюдается у баянусов. Вспышка размножения рачка отмечалась в мае — численность его личинок превышала тогда 3000 экз/м<sup>3</sup> (см. таблицу). К этому же сезону приурочено наиболее интенсивное оседание. Опытные образцы оказались покрытыми густой осыпью баянусов. В то же время в июне и в первой декаде июля при сравнительно высокой численности их личинок в планктоне плотность поселения оказалась заметно меньше, чем в мае, что было обусловлено массовым оседанием других видов обрастателей, приведшим к топической конкуренции.

Начиная со второй декады августа вплоть до сентября содержание личинок баянусов (*B. improvisus*, *B. eburneus* и других видов семейства Balanidae) в планктоне резко сократилось. У входа в бухту их насчитывалось не более 400 экз/м<sup>3</sup> (см. таблицу), в районе Инкермана — лишь единичные экземпляры, что могло явиться результатом грибкового заболевания баянусов, особенно *B. improvisus*, эпизоотия которого, как известно [9], приурочена к самому теплomu времени года. В вершине бухты, где температура воды была на 1—2° выше, чем у входа, зараженность грибом местной популяции, возможно, достигала 100%, что привело к полному исчезновению здесь личинок баянусов. В осеннем планктоне они снова встречались довольно часто (более 1000 экз/м<sup>3</sup>), однако в меньшем, чем весной, количестве.

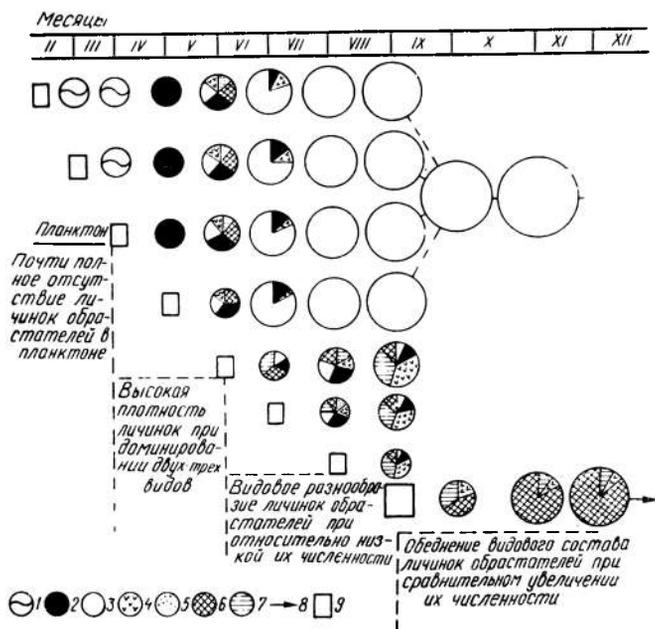
Значительно реже, чем личинки баянусов, попадались в планктоне велигеры мидий: численность их не превышала 800 экз/м<sup>3</sup>, чаще — 100—200 экз/м<sup>3</sup> (см. таблицу). Максимальным число личинок мидий было в мае — июне, а также в осенне-зимние месяцы. В августе — сентябре в связи с затуханием в этот период размножения [3, 6] количества их резко упало, а в отдельные декады они полностью исчезали из планктона.

Более малочисленны в планктоне цифонаутесы мшанок — *E. pilosa*, *E. monostachys*, *C. seurati*. Обычно насчитывалось не более 10 экз/м<sup>3</sup>, в исключительных случаях — 200—300 экз/м<sup>3</sup>, причем попадались они не во все месяцы. Следует отметить, что в 1970 г. их было намного меньше, чем в 1952—1956 гг. [2] (это прослеживалось и по плотности поселения на экспериментальных образцах). Подобная тенденция могла быть вызвана сокращением в бухте ареала мшанок, а возможно, и многолетней циклическостью их размножения, что, как известно [10], имело место у видов с планктонотрофной личинкой.

На протяжении почти всего года в планктоне встречаются личинки полихет, численность которых в отдельные месяцы превышала 1000 экз/м<sup>3</sup>. Вместе с тем установить, какую часть из них составляли личинки трубчатых червей (*Polydora ciliata limicola*, *Vermiliopsis infundibulum*, *Merciriella enigmatica*), можно лишь косвенным путем, поскольку на фиксированном материале определить их не удастся. (Поэтому в таблице дана общая численность личинок Polychaeta). Наблюдения М. И. Киселевой [8] свидетельствуют, что максимальное появление многощетинковых червей в Севастопольской бухте приурочено к сентябрю — первой половине октября. В этот же период происходит

массовое оседание личинок трубчатых червей на экспериментальных образцах. Вероятно, можно считать, что высокая численность личинок полихет в указанный период связана в какой-то мере с личинками трубчатых червей.

Нам удалось проследить процесс формирования обрастания с момента поселения личинок на субстрате до развития сложного ценоза.



Характер формирования ценоза обрастания на экспериментальных образцах в зависимости от сезона (Севастопольская бухта, 1970 г.):

1 — зоообрастаний нет; 2 — баянусы; 3 — мидии; 4 — мшанки; 5 — гидроиды; 6 — ботриллусы; 7 — трубчатые черви; 8 — наблюдения продолжаются; 9 — начало экспозиции.

Как показали наблюдения, характер формирования сообщества обрастания зависит не только от наличия личинок в планктоне, но также от сезона и продолжительности экспозиции опытных образцов в море, реакции личинок на субстрат, от различного рода взаимоотношений или симфизиологических связей [1], которые складываются между популяциями одного или разных видов, входящих в состав ценоза обрастания. Из симфизиологических процессов в данной работе затронуты лишь отдельные стороны круговорота форм.

Закономерности в последовательности и плотности поселения обрастателей и преобладание тех или иных видов в сообществе в разных районах Севастопольской бухты обусловлены характером биоценоза, а также различиями гидрологического и гидрохимического режимов.

Наиболее четкие закономерности выявлены в районе Инкермана. Динамика обрастания экспериментальных пластин, ежемесячно выставляемых в море в зимне-весенний период (февраль—май), несмотря на некоторое различие в численности отдельных видов обрастателей, оказалась сходной. В феврале — марте преобладали растительные сообщества. Из зооорганизмов встречались только гидроиды (1333 экз/м<sup>2</sup>). К концу мая независимо от продолжительности экспозиции все пластины были покрыты *V. improvisus* (см. рисунок). Различались они лишь плотностью поселения последних. Так, на пластинах, выставленных в

марте, баянусы располагались в два-три слоя. Вновь оседавшие личинки прикреплялись к стенкам и крышкам уже осевших особей, затрудняя им доступ к пище, дыхательные функции. Численность их приближалась к 500 тыс. экз/м<sup>2</sup>.

На апрельских образцах плотность поселения оказалась меньшей. Располагались баянусы в два, кое-где в один слой, плотность их приближалась к 430 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Пластины, установленные в море в начале мая, представляли однослойное обрастание из баянусов; домики их располагались вплотную друг к другу, численность составляла 409 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Столь высокая плотность поселения *B. improvisus* — явление далеко не редкое; известен случай, когда количество их достигало 1 млн. экз/м<sup>2</sup> [4]. В результате чрезмерной перенаселенности возникла конкуренция за субстрат (прямая топическая связь), что привело к гибели значительной части популяции. Вместе с тем поселения баянусов обусловили кондиционирование среды, создав благоприятный субстрат для оседания личинок других видов и предпривив тем самым свою гибель.

В конце мая — начале июня на баянусах поселились мшанки, гидроиды, ботриллюсы, мидии. Мшанки и гидроиды вследствие слабого развития не оказали заметного влияния на баянусов и лишь использовали их первоначально как субстрат, являясь временно своего рода комменсалами. Напротив, мидии а иногда ботриллюсы, развивающиеся в массе, затрудняли доступ к субстрату личинкам других видов (косвенная топическая связь), а также ухудшали условия существования ранее сформировавшегося сообщества (косвенная трофическая связь). В результате в конце июня в обрастании стали преобладать мидии, для которых, как показали наблюдения, густые поселения баянусов и колонии мшанок явились наиболее благоприятным субстратом. Численность их на образцах, заселенных этими видами, достигала 77 тыс. экз/м<sup>2</sup> (на пластинах, лишенных обрастания, насчитывалось 3 тыс. экз/м<sup>2</sup>). Совершенно очевидно, что личинки мидий выбирают для оседания более шероховатые структуры, что вполне согласуется с результатами исследований других авторов [7].

Следует отметить, что в ценозе обрастания наиболее четко выражены прямые и косвенные топические связи и в меньшей мере — трофические.

В последующие месяцы поселения мидий становятся на довольно продолжительное время модификаторами среды для остальных видов обрастателей. Сплошь закрывая колонии мшанок, гидроидов, домики баянусов, они тем самым обуславливают гибель всего первоначально сформировавшегося сообщества. К сентябрю обрастание на всех образцах, установленных в море в феврале—мае, представляло многослойную щетку, состоящую из одних мидий (см. рисунок). Важно отметить, что створки их были лишены обрастания, хотя оседание личинок на необросшие мидиями субстраты продолжалось.

Чистая популяция мидий просуществовала три месяца. Только в ноябре створки их покрылись густой осыпью баянусов, появились ботриллюсы, разросшиеся колонии которых обусловили гибель отдельных мидий. К январю часть мидий с осевшими на них другими обрастателями оборвалась под собственной тяжестью; оставшаяся часть такого сложившегося сообщества обрастаний существовала еще сравнительно продолжительное время.

До сих пор оставалось неясным, почему чистая популяция мидий существует столь продолжительное время. Считалось, что моллюски обладают колоссальной фильтрующей способностью, в результате чего окружающая их вода практически лишается организмов. Но почему же

все-таки в дальнейшем они обрастают, причем в отдельных районах створки их бывают покрыты даже многослойным обрастанием?

С одной стороны, это обусловлено тем, что в летний период происходит спад в размножении наиболее массовых видов обрастателей и мидий, осевшие в мае—июне, до новой вспышки размножения обрастателей и достижения личинками стадий, готовых к оседанию, обрастают в меньшей мере, а чаще створки их лишены обрастания. Естественно, не исключена возможность, что какая-то часть личинок отфильтровывается моллюском.

Кроме того, в густых поселениях моллюсков в результате их жизнедеятельности создаются неблагоприятные для других личинок условия, что и препятствует обрастанию створок мидий. Однако в период наиболее интенсивного оседания обрастателей при возросшей конкуренции свойственная личинкам избирательная способность к субстрату снижается. Известно, что обрастатели, не найдя благоприятный для поселения субстрат, способны оседать даже на ядовитой поверхности [4, 5].

Развитие сообщества обрастаний на выставленных в море в июне—сентябре образцах заметно отличалось от такового на пластинах, установленных в феврале—мае. Для ценоза обрастания этого периода характерно разнообразие видового состава и незначительный прирост биомассы. Наряду с баянусами и мидиями, численность которых к середине лета резко сократилась (соответственно 48 000 и 3 000 экз/м<sup>2</sup>), в обрастаниях встречались различные виды мшанок, гидроидов, многощетинковых червей, ботриллюсы. Из сопутствующих видов в массе попадались *Corophium* sp., часто заселяющие пустые трубки полидоры,

К сентябрю все образцы, выставленные летом, помимо первоначально осевших видов, сплошь заселились многощетинковыми червями — *P. ciliata limicola*. (К сожалению, дальнейший ход формирования обрастаний на этих образцах не прослежен, так как вся серия пластин оборвалась и утонула.)

В сентябре в море была выставлена железная пластина, размеры которой (40×50 см) в 40 раз превышали площадь стеклянных образцов. Это дало возможность учесть даже такие виды, оседание которых в осенне-зимний период минимально, и позволяло наиболее полно судить о характере формирования ценоза обрастания. Спустя месяц пластина оказалась заселенной трубчатым червем *Vermiliopsis infundibulum* (19 200 экз/м<sup>2</sup>) и колониями *B. schlosseri* (6 400 экз/м<sup>2</sup>). Значительно реже и в основном на верхнем краю пластины встречались баянусы, а также гидроиды. Из мшанок в массе попадались *Lepralia pallasiana*, *C. seurati* и *E. pilosa*, не встречающиеся в этот период на образцах меньших размеров.

Дальнейшее развитие сообщества обрастателей шло по линии быстрого роста ранее осевших организмов и вытеснения одних видов другими. Нового оседания обрастателей почти не наблюдалось.

К январю 1971 г. колонии ботриллюсов покрывали значительную часть поверхности образца. Между ними и трубчатыми червями возникает прямая топическая связь, полезная в какой-то мере для ботриллюсов (поскольку трубки червей вытягиваются над субстратом, увеличивая тем самым свободную поверхность). Однако она и обусловила гибель значительной части популяции червей, отчасти в связи с возникшей пищевой конкуренцией (косвенная трофическая связь), но главным образом в результате зарастания ботриллюсами свободного конца трубки червей. Не выдержали конкуренции гидроиды и колонии Metabraniporidae — они погибли под слоем разросшихся ботриллюсов *B. schlosseri*.

К концу марта в обрастании в основном были представлены ботриллюсы — колонии их покрывали не только значительную часть пластины, но образовали очень длинные пальцеобразные выросты, свободно свисающие в воду. В промежутках между ними сохранились отдельные трубки червей. В верхней части образца, свободной от ботриллюсов, появились густые поселения баялюсов. Там, где плотность их была заметно меньше, процветали колонии *L. pallasiana*. Концевые зоиды их оторвались от субстрата, образовав подобие миниатюрных рифов.

Отмеченный характер распределения прикрепленных форм в «устоявшемся» сообществе обрастаний (когда нового оседания не наблюдается, а с момента формирования ценоза прошло два—три месяца) не случаен, хотя в каждом конкретном случае он может несколько отличаться.

Характер размещения обрастателей на экспериментальных образцах (помимо перечисленных причин) определяется первоначально избирательной способностью личинок к субстрату (физическим свойствам последнего) и внутривидовыми их отношениями (тяготение или же индифферентное отношение к особям своего вида). В дальнейшем на первый план выступают конкурентные отношения в борьбе за жизненное пространство, при этом особое значение приобретают характер формирования колоний (или особей), интенсивность их роста, продолжительность жизни, что в конечном итоге и определяет видовой состав и распределение обрастателей на поверхности образца. При этом следует особо подчеркнуть, что судить о распределении обрастателей можно лишь в случае использования опытных образцов относительно большой площади. Описанная схема заселения пластин обрастателями характерна в основном для района Инкермана.

У входа в бухту конечная стадия развития обрастания не отмечалась даже на образцах, начало экспозиции которых приходилось на зимне-весенний период. На всех пластинах характер обрастания был сходным: на смену водорослям, гидроидам, баялюсам и отчасти мидиям, доминировавшим в феврале-мае, в конце августа пришли полихеты, мшанки, ботриллюсы.

В этом районе моря пышнее развивалось растительное сообщество, особенно макрорифы, которые в массе отмечались на протяжении всего периода исследования. Зоообрастатели появились только в конце апреля, их было значительно меньше, чем в вершине бухты (р-н Инкермана). Максимальная плотность поселения *B. improvisus* отмечена в мае: 42 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Численность мидий не превышала 3 тыс. экз/м<sup>2</sup>. В конце августа пластины интенсивно заселялись полихетами (*P. ciliata*) и мшанками (*L. pallasiana*) — наиболее массовыми в этот период.

В формировании ценоза обрастания этого района, как и в обрастании летних пластин в вершине бухты, четко прослеживается влияние сезонности. На отдельных установленных в феврале-апреле образцах сохранились мидии и баялюсы, много было неприкрепленных (сопутствующих) видов. Почти повсеместно встречался ресничный червь *Stylochya* sp., даже в сообществах, где баялюсы — основной объект его питания — отсутствовали, что, несомненно, свидетельствует в пользу эврифагии этой турбеллярии.

Проведенные исследования показали, что характер формирования ценоза обрастания, наличие в нем тех или иных сукцессий, а также сроки достижения сообществом конечной стадии развития определяются: сезонностью в развитии обрастателей, реакцией личинок на субстрат, межвидовыми и внутривидовыми популяционными взаимоотношениями, а также площадью экспериментальной поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, 5.
2. Брайко В. Д., Долгопольская М. А. 1970. Роль личинок обрастающих организмов в зоопланктоне Севастопольской бухты. «Вопр. рыбохоз. освоен. и сан. биол. реж. вод. Украины», изд-во «Наукова думка», К.
3. Долгопольская М. А. 1954. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море. «Тр. Севастоп. биол. ст.», 8.
4. Ее же. 1957. Биология морских обрастаний. «Вопр. экол.», 1.
5. Долгопольская М. А., Дегтярев П. Ф. 1969. Биологическое обоснование для стендовых испытаний сравнительной эффективности средств защиты от обрастаний. «Биол. исслед. Черного моря и его промысл. рес.», М.
6. Захваткина К. А. 1963. Фенология личинок двустворчатых моллюсков Севастопольской бухты. «Тр. Севастоп. биол. ст.», 16.
7. Киселева Г. А. 1966. Некоторые вопросы экологии личинок черноморской мидии. В сб.: «Распред. бентоса и биол. донн. животн. в южн. морях», изд-во «Наукова думка», К.
8. Киселева М. И. 1959. Распределение личинок многощетинковых червей в планктоне Черного моря. «Тр. Севастоп. биол. ст.», 12.
9. Ржепишевский И. К., Артемчук Н. Я. 1970. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов. В сб.: «Биол. моря», 18, Биол. оброст., изд-во «Наукова думка», К.
10. Andrussow N. 1909—1911. Die Fossilen Bryozoenriffe der Halbinseln Kertsch und Taman. Kiew.

Поступила 14. VI 1971 г.

ESSENTIAL FEATURES OF THE OVERGROWING  
COENOSIS FORMATION

V. D. BRAIKO, M. A. DOLGOPOLSKAYA

(Institute of the Southern Seas Biology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Sevastopol)

Summary

The overgrowing development process is traced from the larvae attachment moment to the complex coenosis formation, as well as its further changes. The causes of successive character of the overgrowing coenosis development are established, terms of the final development stage attainment are determined.