

Санкт-Петербургский Государственный Университет
Кафедра зоологии беспозвоночных
Лаборатория Экологии Морского Бентоса

Яковис Е.Л.

Ориентация *Semibalanus balanoides* (L.)
(Cirripedia) и ее связь с направлением
прибоя на литорали Белого моря

Курсовая работа студента 4-го курса

Научный руководитель А.В.Гришанков

Санкт-Петербург

1995

Введение

Большая часть макробентосных организмов, составляющих сообщества обрастания в Белом море, представлена неподвижными фильтрующими формами, такими как губки, мшанки, асцидии, усонogie ракообразные, некоторые гидроиды и многощетинковые черви. Для всех попыток изучения пространственной структуры такого рода сообществ в масштабах отдельной консорции (Hughes, 1975; Keough, 1986; Stebbing, 1971; Lagardere & Tardy, 1980; Яковис, 1994), характерен постоянный интерес к функциональному, симфизиологическому ее аспекту, то есть к выяснению возможных внутренних и внешних причин, которыми эта структура обусловлена. Фактически, совокупность положений в пространстве отдельных обрастателей определяется следующим набором параметров: выбором точки прикрепления и начальной ориентации подвижной личинкой, дифференциальной смертностью на всех стадиях развития, предшествующих исследуемой, а также характером и темпами роста эпибионта. При этом определение положения сводится не только к указанию площади, занятой особью или колонией, но включает и характеристику ориентации, по крайней мере в том случае, когда тело обрастателя не обладает радиальной симметрией. Если относительное расположение эпибионтов и занимаемая ими площадь представляют собой традиционно изучаемые характеристики сообществ обрастания (например Ayling, 1983; Harvey et al., 1976), то ориентация обсуждается практически исключительно в аутэкологических работах (Ayling, 1976; Barnes et al., 1951; Brenchley & Tidball, 1980; Crisp & Stubbings, 1957; Crisp, 1955; Crisp, 1953; La Barbera, 1977; Moore, 1933; Norton, 1973; Otway & Underwood, 1987; Ryland & Stebbing, 1971; Thomas, 1994). Интересуясь пространственной структурой сообществ обрастателей, мы не могли не отметить, что этот ее аспект изучен достаточно слабо. При этом участие ориентации в межвидовых отношениях, определяющих устройство сообщества a priori должно быть достаточно велико по крайней мере в двух случаях: во-первых, когда речь идет о направленном росте модулярных организмов, таких как мшанки, губки или гидроидные полипы и, во-вторых, когда исследуемый организм сам играет роль субстрата для вторичных обрастателей (консортов второго порядка). В первом случае могут, например, возникать или обостряться процессы топической конкуренции, а во втором разные участки поверхности живого субстрата способны обеспечивать для эпибионтов различные сочетания внешних условий.

Однако, на наш взгляд, попытка исследования ориентации организмов в многовидовой системе на данном этапе оказалась бы несвоевременной. С целью развития более полных представлений об этом феномене имеет

смысл подробно изучить одновидовые системы, акцентируя внимание на факторах, тот или иной характер ориентации определяющих. Чаще всего наблюдаемые в ней закономерности связывают с анизотропностью среды, в частности со структурой макро- и микротечений (Ayling, 1976; Barnes et al., 1951; Crisp & Stubbings, 1957; Crisp, 1955; Crisp, 1953; La Barbera, 1977; Otway & Underwood, 1987; Thomas, 1994) или поверхности субстрата (Ryland & Stebbing, 1971). Представляя себе механизмы ориентации каких-либо видов обрастателей, можно реконструировать степень и характер анизотропности среды, в которой формировалось исследуемое сообщество. Существующие условия работы с сублиторальными объектами, когда прямо охарактеризовать гидродинамическую обстановку в точке взятия пробы зачастую оказывается технически невозможным, делают такую косвенную информацию достаточно ценной.

Наиболее популярным объектом исследования механизмов ориентации стали усоногие ракообразные (Cirripedia), в основном принадлежащие к сем. Balanidae. Изучались как экспериментальные, так и естественные их поселения (Ayling, 1976; Barnes et al., 1951; Crisp & Stubbings, 1957; Crisp, 1955; Crisp, 1953; Moore, 1933; Otway & Underwood, 1987). В большинстве случаев авторы пытались объяснить следующий факт: и в экспериментальных, и в природных поселениях балянусы обычно оказываются четко ориентированы карино-ростральной осью вдоль наклона поверхности субстрата к горизонтальной плоскости, причем rostrum при этом направлен вниз. Наиболее принятое из предлагаемых объяснений этого феномена касается особенностей поведения циприсовидных личинок усоногих в процессе оседания. Экспериментальные исследования, выполненные на *Balanus amphitrite*, *B.improvisus*, *B.eburneus*, *B.crenatus*, *Semibalanus balanoides*, *Elminius modestus* и *Chtalamus fragilis* показали, что в присутствии источника света личинка закрепляется, направив передний конец в противоположную ему сторону, и таким образом каринальная табличка взрослой особи оказывается впоследствии ориентированной на источник света (Visscher, 1928; Hiro, 1939; McDougall, 1943 - цит. по Barnes et al., 1951; Barnes et al., 1951). МакДагл (McDougall, 1943) для *Balanus improvisus*, *B.eburneus* и *Chtalamus fragilis* кроме того обнаружил, что в природных популяциях распределение по направлению карино-ростральных осей для экземпляров, осевших в течение ночи, в отличие от полученного для осевших днем, не согласуется с вышеописанной закономерностью. Такого рода отрицательный фототропизм (реакции ориентации, также как и ростовые, принято именовать тропизмами) считается реликтовой чертой в поведении личинки, не имеющей непосредственной

приспособительной ценности (Barnes et al., 1951).

Еще более сильное влияние по сравнению с расположением источника света оказывает на оседающих личинок рельеф поверхности субстрата. Здесь проявляется так называемый руготропизм, представляющий собой способность ориентироваться вдоль борозд или трещин (Crisp & Barnes, 1954) на валунах или скалах. Данная реакция личинки доминирует над всеми остальными при наличии достаточно неровной поверхности (Crisp & Stubbings, 1957). Существует предположение, что ориентацию вдоль наиболее крупных трещин можно объяснить распределением в них освещенности и действием фототропизма (Barnes et al., 1951). Руготропизм у личинок сочетается с положительным тигмотаксисом, который, по-видимому, обеспечивает молодым баянусам защиту от различных абразивных воздействий (Crisp & Barnes, 1954).

Вышеописанные закономерности ориентации взрослых усонюгих объясняются реакциями их личинок во время оседания. Что же касается связи направления карино-ростральной оси животного с направлением доминирующих течений, то здесь роль личиночных тропизмов, скорее всего, гораздо меньше. Для взрослых *S.balanoides*, *B.crenatus* и *E.modestus* в отсутствие влияния рельефа и освещенности (то есть либо на ровных горизонтальных поверхностях, либо на неосвещенных участках) в нескольких работах показана ориентация каринальной табличкой вниз по течению (Crisp & Stubbings, 1957; Crisp, 1953; Otway & Underwood, 1987). При этом, как полагают, фильтрующий аппарат животного постоянно направлен перпендикулярно водному потоку, что обеспечивает наиболее выгодный режим питания (Crisp & Stubbings, 1957). Были поставлены эксперименты с целью выяснить, как относятся оседающие циприсовидные личинки к постоянному течению, которые, с одной стороны, показали, что само наличие движения воды при оседании является предпочтительным, а с другой стороны выявили лишь слабую тенденцию к ориентации передним концом вниз по течению (Crisp, 1955). Напомним, что взрослые рачки демонстрируют предпочтение противоположного направления. Последующие эксперименты на *S.balanoides*, *B.crenatus* и *E.modestus* показали, что направление течения вообще не оказывает заметного влияния на ориентацию личинок усонюгих (Crisp & Stubbings, 1957), хотя некоторые исследователи и пытались впоследствии объяснить полученные ими распределения на основе результатов первых экспериментов Криспа (Otway & Underwood, 1987). Реальный механизм, приводящий к ориентации взрослых животных каринальной табличкой вниз по течению, представляет собой, по-видимому, разворот карино-ростральной оси тела за счет неравномерного роста на ранних этапах онтогенеза. Эта идея, впервые

высказанная Муром (Moore, 1933) при изучении *S.balanoides* получила позже четкое количественное подтверждение для *S.balanoides*, *B.crenatus* и *E.modestus* (Crisp & Stubbings, 1957). Роль дифференциальной смертности в процессе формирования характера распределений животных по углам ориентации по крайней мере для одного вида (*Tessaropora rosea*) оказалась пренебрежимо малой (Otway & Underwood, 1987). Авторы продемонстрировали, что искусственный разворот животного на 90 или 180 градусов относительно естественного положения приводит лишь к уменьшению веса мягких тканей, но не влияет достоверно на выживание и скорость роста раковины. Правда, следует отметить, что эта работа выполнялась на прибойном океаническом побережье и исследователи исходили из того, что усоногие были способны нормально питаться лишь при возвратном течении воды во время прибоя, так как скорость течения при накате слишком велика и побуждает рачков втягивать ловчие аппараты. Если, например, в спокойную погоду животные все-таки могли питаться и в фазе наката, то ожидать уменьшения скорости роста животного после разворота его на 180° едва ли стоило бы.

Практически во всех упомянутых исследованиях, кроме последнего (Otway & Underwood, 1987), речь шла исключительно об ориентации усоногих в однонаправленных течениях (при этом в последнем, фактически, ситуация сводилась к тому же). С методической точки зрения это достаточно удобно, но результаты оказываются зачастую неприменимы к большинству случаев, встречающихся в природе. В самом деле, неподвижные объекты на дне моря или на литорали чаще всего подвергаются возвратно-поступательным течениям приливов и отливов или прибоя. На горизонтальных поверхностях в литоральной зоне и на достаточной глубине в сублиторали, где ориентирующее действие света на личинку оказывается пренебрежимо малым, двунаправленное движение воды может стать основным фактором, определяющим ориентацию рачков. Как именно в таких условиях будут направлены тела этих животных нам и хотелось бы показать в предлагаемой работе. При этом так как на литорали охарактеризовать структуру течений технически проще, чем в сублиторали, объектом настоящего исследования был выбран именно литоральный вид - повсеместно распространенный на Белом море *Semibalanus balanoides* (L.). В роли создателя двунаправленных потоков в данном случае выступает накат, так как по сравнению с ним величины приливно-отливных течений на литорали исследуемых акваторий представляются пренебрежимо малыми.

Так как выбор животным определенного положения в потоке связывают с различиями в эффективности питания в зависимости от

соотношения направления движения жидкости и направления карино-ростральной оси усоногого, необходимо было уделить внимание наблюдениям за особенностями пищевого поведения *S.balanoides* на беломорской литорали. При этом детальное исследование характера фильтрации у данных усоногих не ставилось автором в качестве основной задачи, так как в целом этот вопрос достаточно подробно разработан (Anderson & Buckle, 1983; Crisp & Southward, 1961; Pullen & La Barbera, 1991; Southward, 1957; Southward, 1955; Trager et al., 1994; Trager et al., 1990). Нас интересовали только те особенности питания, которые делают различные варианты расположения рачка относительно течения в разной степени “выгодными” для него.

Таким образом, в предлагаемой работе нам хотелось бы выяснить следующее:

1. Как ориентированы рачки *S.balanoides* на горизонтальных поверхностях субстрата.
2. Чем по характеру ориентации отличаются поселения усоногих с предположительно разным характером прибойных течений.
3. Как изменяется ориентация животных с изменением размера.
4. Как организовано их питание на беломорской литорали.

Кроме того, естественно, перед нами стояла цель попытаться дать объяснение п.п. 1-3 с использованием как литературных данных, так и полученного ответа на последний вопрос.

Мне хотелось бы выразить благодарность всем тем, кто принимал участие в сборе материала, то есть И.Антипенко, А.Артемьевой, Д.Редькину, А.Полоскину и Н.Свежовой, а также Е.А.Нинбургу и В.М.Хайтову за предоставленную возможность работать в составе ХХХ Беломорской экспедиции Лаборатории Экологии Морского Бентоса СПбГДТЮ и В.В.Федякову, любезно приютившему нас на ББС ЗИН РАН. Я чрезвычайно признателен всем сотрудникам Кандалакшского Государственно заповедника и кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, способствовавшим нашему передвижению и размещению. Особенно я благодарю А.Артемьеву и А.Полоскина, общество которых способно скрасить даже самый длинный полевой сезон и А.В.Гришанкову, взявшему на себя труд постоянно меня выслушивать, а затем и отредактировать эту рукопись.

Поддержка

Данное исследование поддержано стипендией российского отделения Фонда Джорджа Сороса по программе “биоразнообразие” 1994 года.

Материал и методика

Сбор материала производился в августе-сентябре 1994 года на литорали острова Рязков, островов Керетского архипелага и мыса Картеш (Кандалакшский залив Белого моря). Животные учитывались на площадках, заложенных на верхней горизонтальной поверхности валунов и скал в местах скопления рачков. По возможности мы старались избежать наличия борозд или иных неровностей. Размеры площадки подбирались по критерию обеспечения достаточного объема выборки. Всего было обработано 22 таких пробы. Кроме того, мы проанализировали еще 5 выборок, удовлетворяющих следующим специфическим условиям: соответствующие учетные площадки располагались на плоском горизонтальном дне неглубоких трещин на поверхности скал (рис.1). Пробы первого типа мы будем впоследствии называть “открытыми”, а второго - “закрытыми” площадками.

У каждого экземпляра *S. balanoides* измерялась длина апертуры в карино-ростральном направлении. Это традиционная размерная характеристика, часто используемая при исследовании усоногих и наиболее правдоподобно отражающая возраст животных (Barnes & Powell, 1950; Otway & Underwood, 1987). Измерение производилось с точностью до одного миллиметра. Кроме того, измерялся с учетом знака

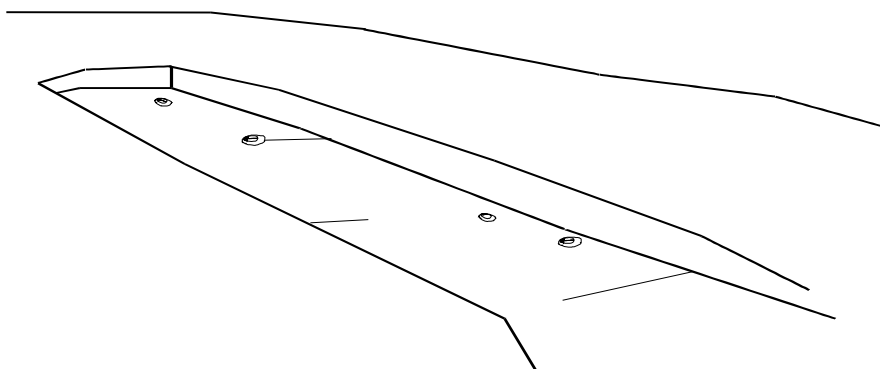


Рисунок 1. Внешний вид "закрытой" площадки.

угол между лучом *rostrum-carina* и заранее выбранным для всей пробы нулевым направлением с точностью до 10° . Нулевое направление выбиралось следующим образом: для открытых площадок оно соответствовало визуально определяемому лучу море-суша, а для закрытых было направлено от моря строго вдоль трещины. В этом случае оно, на наш взгляд, должно было отражать направление движения воды при накате. Измерение углов производилось при помощи кольцевого транспорта с

прозрачной шкалой. В результате каждая площадка была охарактеризована серией круговых (циклических) распределений, построенных для каждого размерного класса. Визуально такие распределения мы будем в дальнейшем изображать в виде круговых графов (подобных розам ветров, например см. рис.4) (Batschelet, 1981). Так как распределения имели преимущественно аксиальный характер (то есть были бимодальными с расстоянием между пиками около 180°) то перед оценкой разброса распределения осуществлялась операция удвоения углов, что приводило его к унимодальному (Batschelet, 1981). Эта процедура сводится к суммированию частот для направлений, отличающихся друг от друга на 180° . В качестве меры разброса затем был использован как коэффициент вариации, так и специально разработанная для круговых распределений величина среднего углового отклонения (mean angular deviation) (Batschelet, 1981). Для оценки достоверности различий степени разброса распределений разных размерных групп *S. balanoides* был использован t-критерий Стьюдента для коэффициента вариации (Ивантер и Коросов, 1992). При расчете коэффициента корреляции мы пользовались формулой Браве-Пирсона (Терентьев и Ростова, 1977). Перед суммированием данных для нескольких площадок осуществлялось вращение нулевого направления каждой из них. Поворот выполнялся таким образом, чтобы ось, для которой сумма соответствующей ей пары противоположащих классов максимальна, приняла положение $-90/+90$ (рис.2). Эта операция уменьшила искажения суммарного распределения, связанные с визуальным определением нулевого направления для исходных площадок.

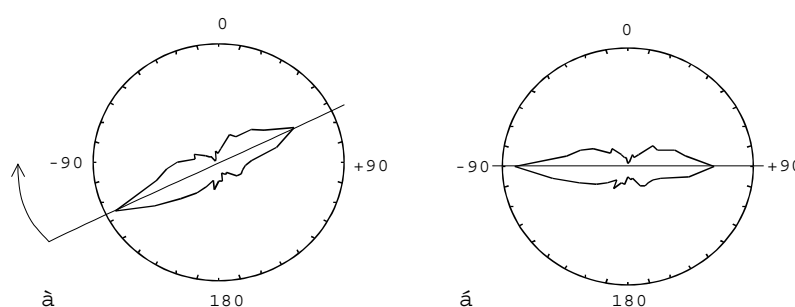


Рисунок 2. Вращение распределения перед суммированием. а- исходное распределение; б-результат вращения

Прижизненные наблюдения за питанием животных производились в природе в июле-сентябре 1994 года на Соловецких островах и на ББС СПбГУ (о.Средний, Кандалакшский залив). В аквариуме животные наблюдались на ББС ЗИН РАН (м.Картеш, Кандалакшский залив). Для имитации действия внешних течений в лабораторных условиях

использовалась подача жидкости за счет разности высот через стеклянную трубку диаметром 30 мм, причем скорость течения можно было грубо (с точностью до 0.5 см/с) определять по продвижению через трубку пузырьков воздуха, скорость которых примерно соответствует таковой для течения, возникающего вблизи сопла. Направление же можно было регулировать, ориентируя трубку по транспорту.

Результаты

1. Прижизненные наблюдения

Все наблюдения за *S.balanoides* в природных условиях показали, что основной тип питания для этих животных представляет собой пассивную фильтрацию. Этот термин, введенный Йоргенсеном (Jorgensen, 1966) обозначает способность сестонофага использовать при питании внешние течения, в противоположность активной фильтрации, характерной для животных, создающих собственные токи воды (например для асцидий).

Образованный конечностями фильтр *S.balanoides* способен к вращению в параллельной субстрату плоскости, и в каждый момент времени рачок ориентирует его перпендикулярно направлению существующего течения. На литорали в условиях наката рачки разворачивают свое “сито” преимущественно в связи с периодическим изменением направления прибойного движения воды. Примерно один раз за прибойный цикл *S.balanoides* складывает конечности и, вероятно, очищает фильтр от скопившихся на нем частиц.

Аквариумные наблюдения показали, что животные переходят от активной фильтрации, при которой движение “сита” относительно воды достигается за счет частых периодических взмахов конечностей, к пассивной при достижении скоростью внешнего течения величины около 3 см/с. По-видимому, на литорали Белого моря даже в достаточно затишных участках подвижность воды за счет наката достаточно велика, чтобы позволить усоногим питаться пассивно, по крайней мере автору не удалось в природе пронаблюдать массовые случаи активной фильтрации. Аквариумные наблюдения, кроме того, показали, что, во-первых, возможность разворачивать фильтр у рачков морфологически ограничена пределами примерно составляющими $\pm 100^\circ$ от карино-ростральной оси тела, а во-вторых, несмотря на это ограничение, животное пытается ориентировать “сито” перпендикулярно направлению течения даже тогда, когда угол, под которым оно направлено, не попадает в вышукказанные пределы (рис.3). В результате, в описанных ситуациях фильтр рачка оказывается ориентированным к течению под углом.

2. Ориентация

Круговые графы распределений углов ориентации *S.balanoides* на разных площадках вне зависимости от размера животных приведены на

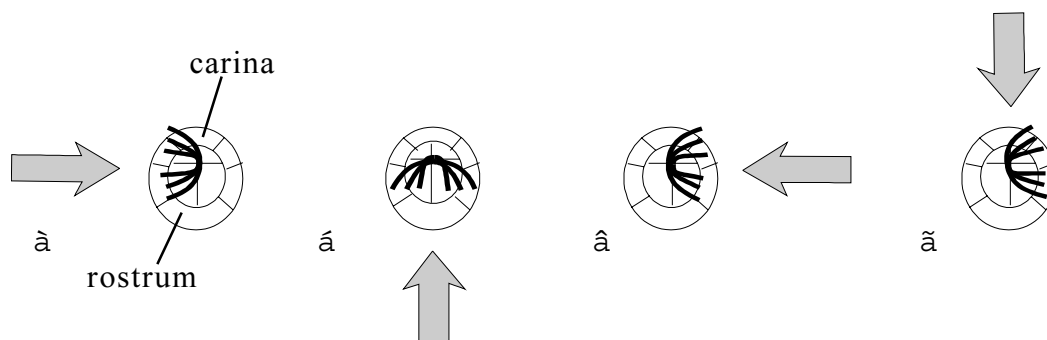


Рисунок 3. Питание *S.balanoides* при различных направлениях внешнего течения. а-в - фильтр животного перпендикулярен потоку; г - рачок не способен ориентировать фильтр перпендикулярно течению.

рис.4. Большая часть этих распределений по характеру напоминает аксиальные (Batschelet, 1981). Этот термин обозначает, что наибольшие и при этом примерно равные частоты соответствуют паре углов, отстоящих друг от друга на 180° . Круговой граф в этом случае обладает в идеале двумя осями двусторонней симметрии. Судя по полученным нами данным, предпочтительным оказываются оба направления, примерно

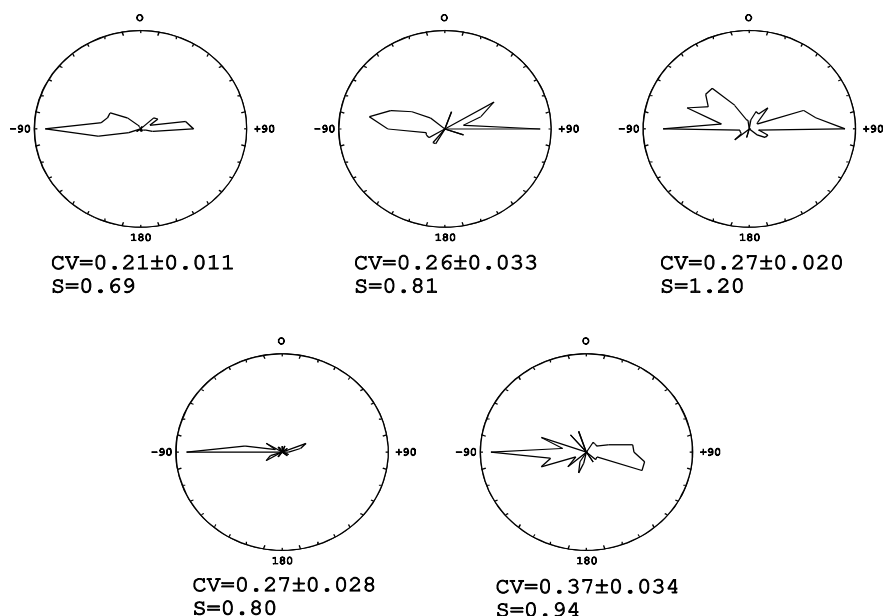


Рисунок 4а. Распределения углов ориентации *S.balanoides* на закрытых площадках. CV - коэффициент вариации, S - среднее угловое отклонение.

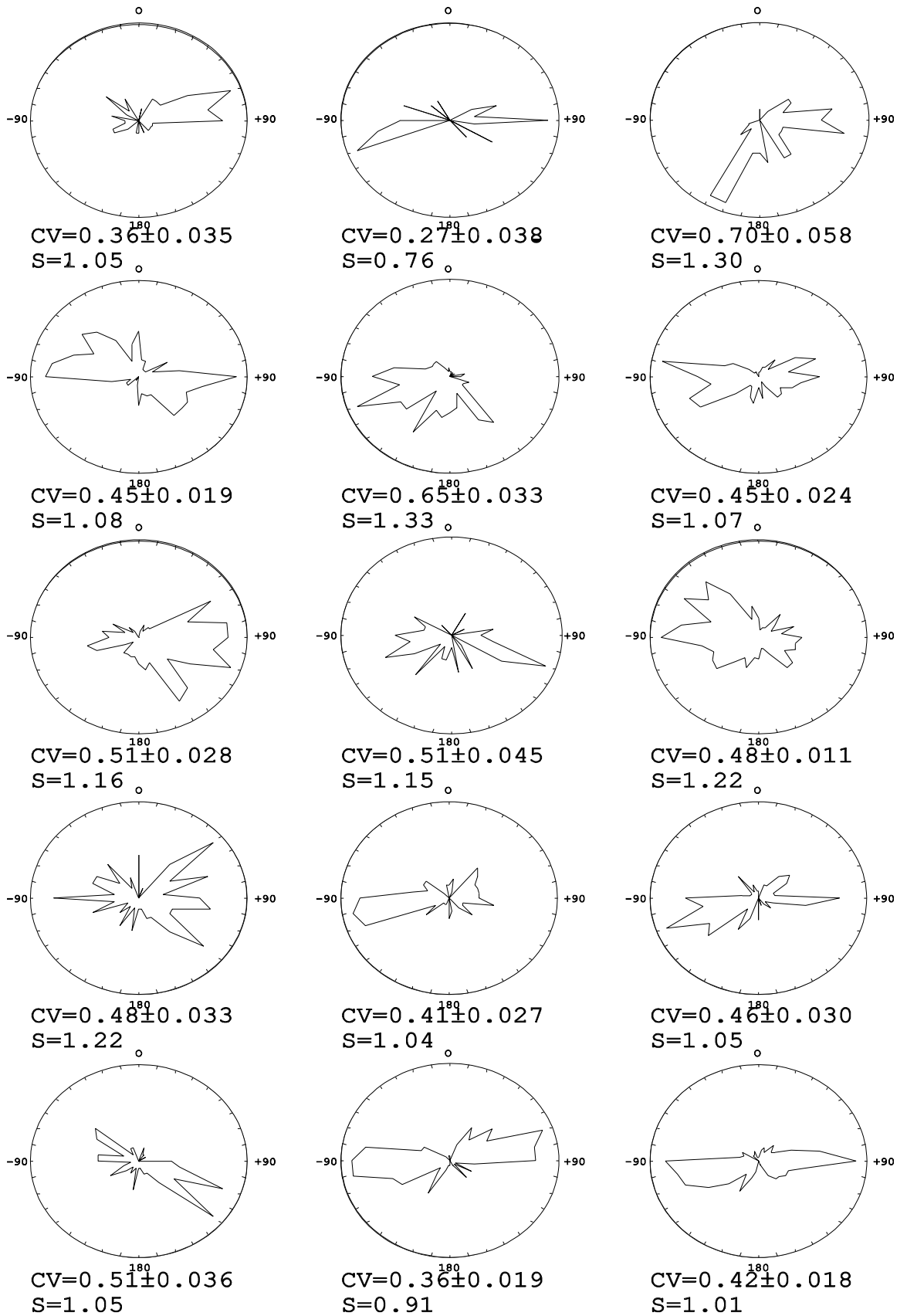


Рисунок 46. (см.ниже)

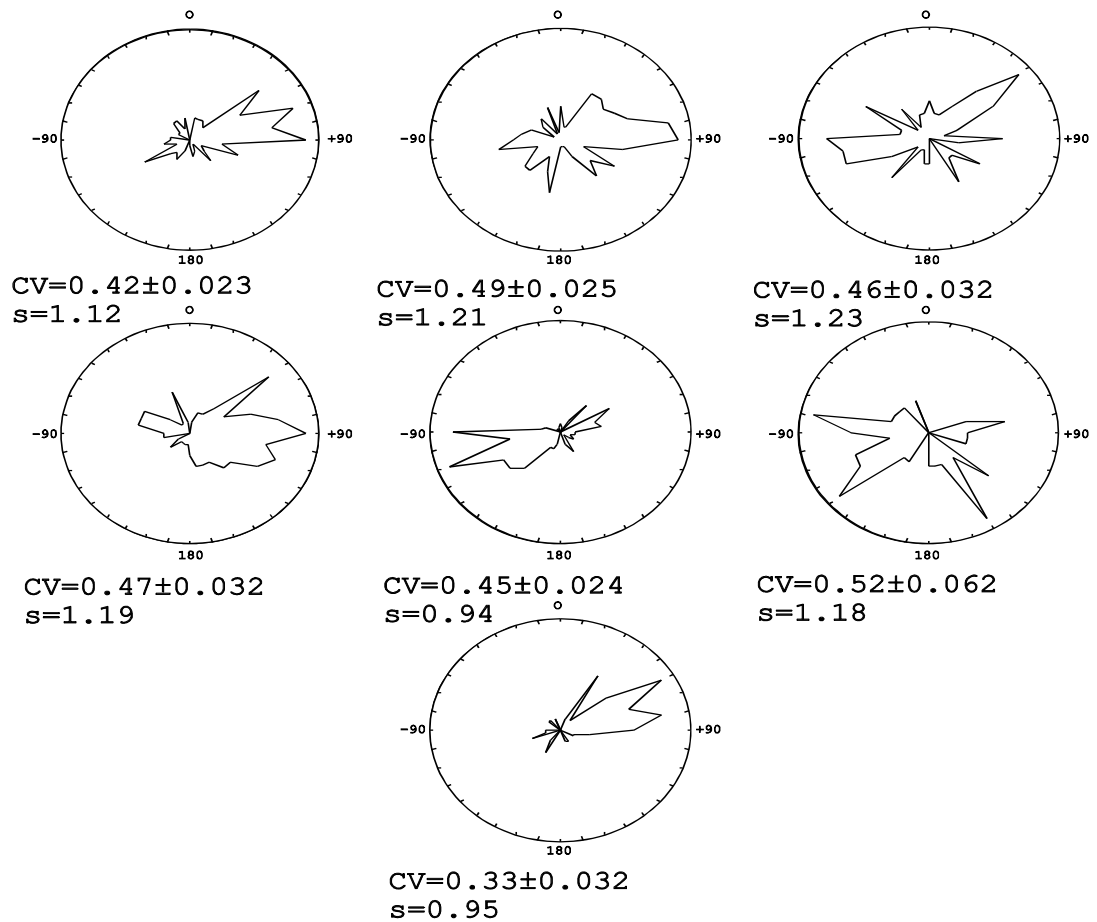


Рисунок 46. Распределения углов ориентации *S. balanoides* на открытых площадках. Обозначения как на рис.4а.

перпендикулярных нулевому, то есть гипотетической оси возвратно-поступательного движения воды во время прилива (рис.5).

Для одновременной оценки наличия двусторонней симметрии и степени варьирования распределения относительно модальных направлений была выполнена процедура удвоения углов, а затем рассчитаны коэффициенты вариации и средние угловые отклонения (см.Материал и методика). Эти использованные нами показатели разброса продемонстрировали высокую положительную корреляцию друг с другом, значение которой ($R=0.88\pm0.043$) достоверно отличается от нуля ($p<0.001$). Потому, хотя мы и приводим для всех площадок и значения коэффициента вариации, и значения средних угловых отклонений (рис.4), при сравнении выборок мы будем пользоваться поддающимся традиционной статистической обработке коэффициентом вариации (в дальнейшем К.В. или CV). В силу заметного разнообразия характера распределений, построенных для разных пробных площадей, величина К.В. варьирует достаточно сильно. Небольшие его значения указывают на более

сжатые, детерминированные распределения. Для четырех из пяти закрытых площадок эти показатели оказались экстремально низкими (рис.4, а) по сравнению с открытыми (рис.4, б). Граф, построенный по принципу корреляционных плеяд (Терентьев и Ростова, 1977), но с использованием недостоверности различий в качестве дискретного критерия сходства, иллюстрирующий относительно меньшее варьирование углов ориентации на закрытых площадках, изображен на рис.6. Чтобы убедиться в том, что варьирование показателей разброса не связано с объемом выборки, был посчитан коэффициент корреляции между числом экземпляров *S.balanoides*, измеренных на данной площадке, и К.В. соответствующего распределения. Полученный результат ($R=0.17\pm 0.187$, $p=0.39$) показывает, что указанного влияния, скорее всего, не существует.

Изменение распределения углов ориентации с возрастанием линейных размеров особи при анализе отдельных площадок не обнаруживает отчетливых статистически значимых закономерностей в связи с явно недостаточными объемами выборок, а зачастую и отсутствием в некоторых из них представителей определенных размерных классов. В силу этого, для того, чтобы проследить вышеописанные изменения, мы просуммировали распределения с разных площадок для каждого размерного класса и подсчитали соответствующие показатели варьирования (рис.7). Уже представители первой размерной категории (I1мм) показывают достаточно небольшой разброс относительно оси $\pm 90^\circ$ ($CV=0.49$). При этом, сравнение коэффициентов вариации в ряду суммарных распределений с возрастанием размеров демонстрирует почти монотонное статистически достоверное их уменьшение (рис.8). Коэффициент корреляции (R) К.В. с размером составил -0.93 ± 0.063 , $p<0.01$. Следует, правда, обратить внимание, что в данном ряду К.В. обнаруживает положительную корреляцию с объемом выборки ($R=0.40\pm 0.343$), но ее значение от нуля достоверно не отличается ($p=0.43$).

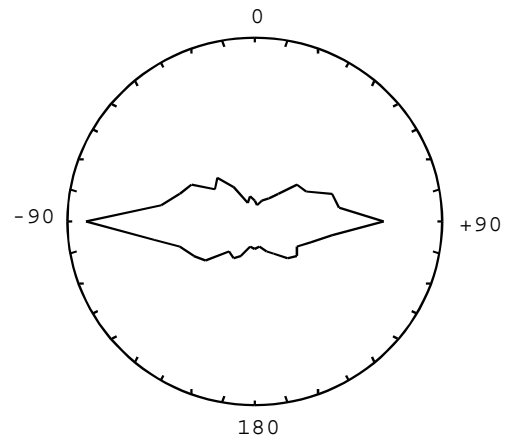


Рисунок 5. Суммарное распределение углов ориентации для всех площадок

Обсуждение результатов

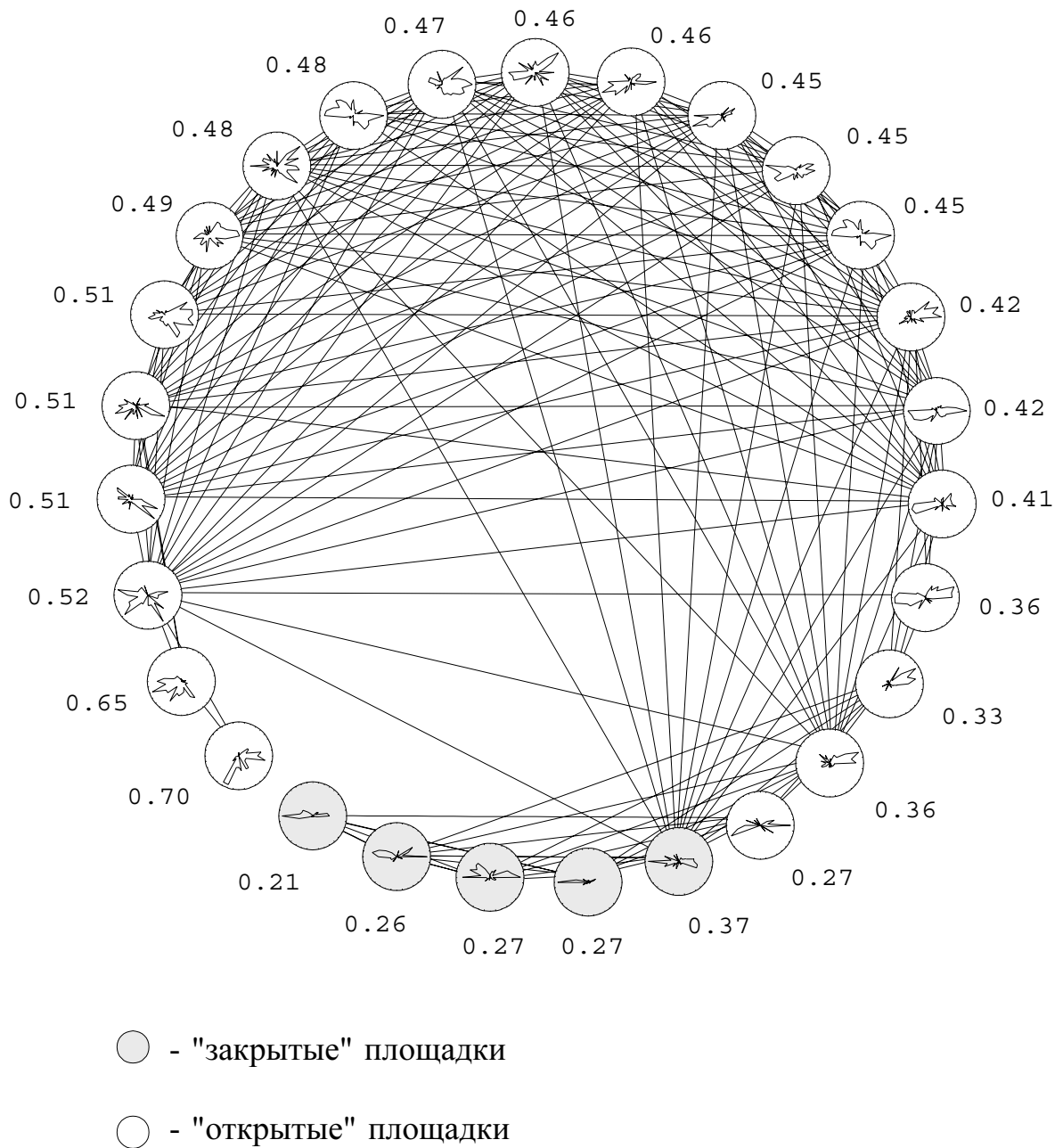


Рисунок 6. Граф достоверности различий между распределениями по значениям коэффициента вариации. Кружки с распределениями обозначают площадки. Линиями соединены изображения площадок, приведенные значения К.В. которых не показывают достоверных различий на уровне значимости $p=0.01$.

При питании под воздействием возвратно-поступательного движения воды *S. balanoides* вынужден постоянно изменять ориентацию своего фильтра с амплитудой в 180° . Этот факт подтверждают и выполненные ранее подробные лабораторные исследования (Trager et al., 1990). Но морфологические ограничения, наличие которых также показано и для *Tessaropora rosea* (Anderson & Buckle, 1983), позволяют усоному рачку соблюдать указанную амплитуду только тогда, когда его карино-

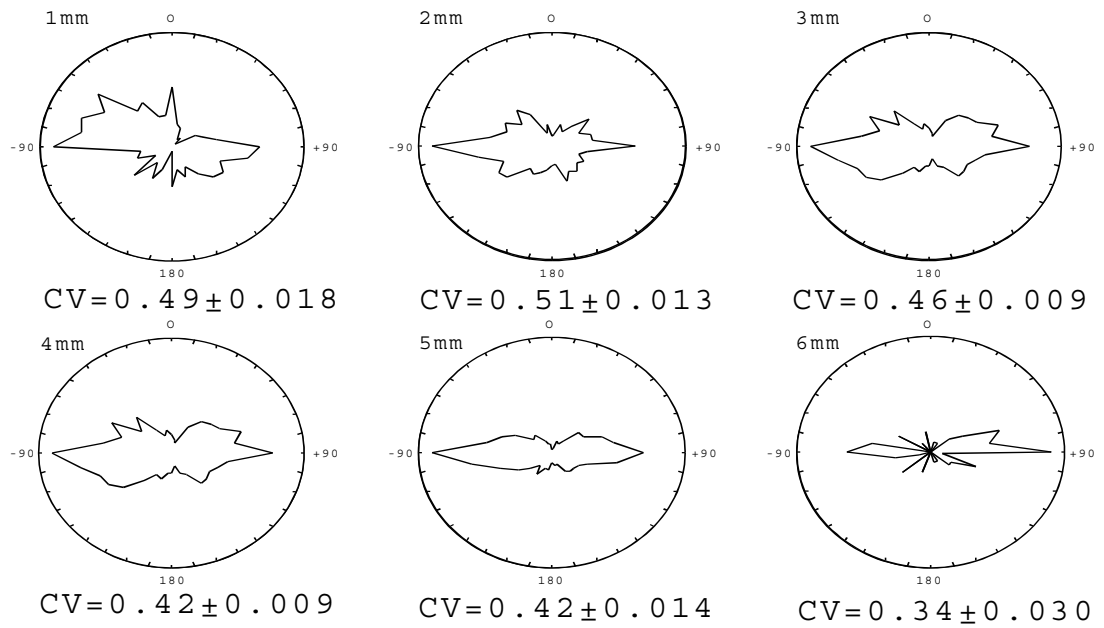


Рисунок 7. Суммарные распределения углов ориентации *S. balanoides* разного размера и их К.В.

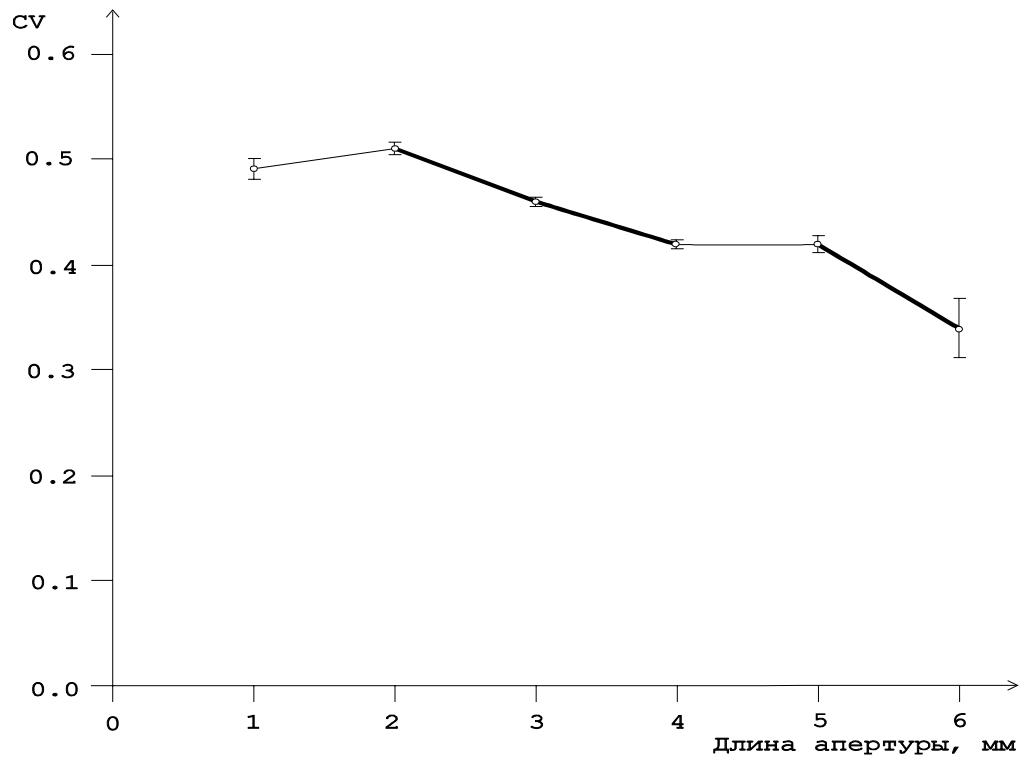


Рисунок 8. Зависимость между К.В. суммарного распределения и размером *S. balanoides*. Жирными линиями обозначены достоверные отличия

ростральная ось перпендикулярна направлению течения, под которое он подстраивается. В противном случае, в какую-то из двух фаз прибой, животное будет вынуждено фильтровать “ситом”, расположенным под углом к оси движения воды. Если вслед за Криспом и Стаббингсом (Crisp & Stubbings, 1957) предположить, что эффективность питания в таком положении падает, то получится, что разные варианты ориентации *S. balanoides* относительно направления течения достаточно сильно разнятся по количеству пищи, которое животное может отфильтровать в единицу времени. При этом наиболее выгодным будет положение карино-ростральной оси, перпендикулярное возвратно-поступательному течению, а рачки, ориентированные параллельно ему, окажутся в максимальном проигрыше. Сходные идеи были изложены у Мура (Moore, 1933), но из-за отсутствия подтверждающих их природных наблюдений поддержки они впоследствии не получили.

Данное рассуждение позволяет объяснить полученные нами распределения углов ориентации *S. balanoides*. В самом деле, если большинство животных занимает наиболее выгодные положения, то распределение должно быть именно аксиальным. Так как нулевое направление для исследуемых площадок выбиралось как предположительная ось возвратно-поступательного движения прибойных вод, то примерное расположение пиков распределений под $\pm 90^\circ$ тоже удовлетворяет рассматриваемой гипотезе. Более сжатый характер распределений углов ориентации семибалайнусов на закрытых площадках можно объяснить большей стабильностью направления возвратно-поступательного движения воды, канализируемой стенками трещин.

Следует отметить, что и на боковых поверхностях валунов, где большинство рачков направлено каринальной табличкой вверх благодаря отрицательному личиночному фототропизму, животные находятся в выгодном с точки зрения нашей гипотезы положении. Действительно, как показывают наблюдения за фильтрующими усоногими (а ориентация их ловчих аппаратов служит хорошим маркером направления течений), вода на литорали циркулирует преимущественно параллельно боковым наклонным поверхностям, и, таким образом, рачки и здесь оказываются ориентированными перпендикулярно возвратно-поступательному течению.

Более детерминированному характеру распределений, полученных для закрытых площадок можно предложить и альтернативное объяснение. Рассмотрим усредненное распределение освещенности, создаваемой естественным светом на поперечном срезе трещины в скале. Благодаря затеняющему действию стенок центральная часть в течение дня может освещаться сильнее, нежели краевые участки. Вышеописанная

реакция личинок на свет заставит их ориентироваться кардинальными табличками к центру трещины, что в масштабах всего ее дна обеспечит аксиальное распределение усоногих по направлению. Единственным возражением против такого объяснения может служить то, что автор визуально не наблюдал описанной закономерности ориентации при учете животных, хотя в качестве признака площадки данный параметр специально и не учитывался.

Если все же считать основным фактором, влияющим на ориентацию, неравноценность различных положений по эффективности питания, то перед нами встает вопрос о том, как же случается, что животные занимают в основном именно наиболее выгодные положения. Принимая во внимание, что на этапе оседания течение на ориентацию не влияет (Crisp & Stubbings, 1957), можно предложить этому два объяснения, не исключających друг друга. Во-первых, рачки могут разворачиваться в направлении, перпендикулярном течению, в процессе роста, а во-вторых, в результате дифференциальной смертности могут выживать лишь экземпляры, определенным образом ориентированные. И тот и другой процессы должны играть наиболее заметную роль на ранних стадиях онтогенеза, так как уже экземпляры *S.balanoides*, имеющие длину апертуры, равную 1 мм, демонстрируют достаточно выраженное аксиальное распределение. Что касается переориентации в процессе роста, то это явление показано именно для таких мелких животных (Crisp & Stubbings, 1957). Дифференциальная смертность же в описанной ситуации не обнаружена ни одним из исследователей, в том числе и в специальных экспериментах (Otway & Underwood, 1987). Более того, если считать, что понижение эффективности питания действует на организм вне зависимости от природы такого угнетения, то можно обратиться к работе Соколовой (Соколова, 1963). Она показала, что те *S.balanoides*, расположенные на верхних горизонтах литорали создавало им относительно невыгодный режим питания за счет длительного действия осушки, не демонстрировали повышенной смертности, а лишь замедляли скорость роста. Под ростом здесь подразумевается изменение длины апертуры, то есть рост раковины.

Каким же образом можно объяснить уменьшение показателей варьирования суммарных распределений с увеличением размеров рачков от 1 до 6 мм? Для таких крупных животных переориентация уже не может играть существенной роли, а наличие дифференциальной смертности нами признано весьма сомнительным. Можно предложить следующее объяснение. Пусть те *S.balanoides*, которые оказались в относительно невыгодных с точки зрения эффективности питания положениях к моменту окончания периода переориентации, начинают испытывать потерю темпов роста по сравнению с соседями, прикрепленными строго поперек

течения. Тогда, учитывая ограниченность сроков жизни усоногих, существует вероятность, что “неудачники” просто не успеют достигнуть больших размеров до естественной гибели, что и приведет к формированию более детерминированных аксиальных распределений для последних размерных категорий. Если Андерсон и Бакл (Anderson & Buckle, 1983) отмечают лишь потерю темпов роста мягких тканей, то данные Соколовой (Соколова, 1963) показывают, что недостаточное питание может влиять и на рост раковины. Поэтому предложенная выше гипотеза представляется нам достаточно правдоподобной.

Резюмировать результаты работы можно следующим образом:

1. На плоских горизонтальных поверхностях валунов и скал и на дне трещин *S. balanoides* демонстрирует в основном бимодальные распределения углов ориентации с пиками на $\pm 90^\circ$ по отношению к предположительному направлению перемещения воды с прибоем. Положение, при котором карино-ростральная ось животного перпендикулярна возвратно-поступательному движению жидкости, представляется наиболее выгодным с точки зрения эффективности питания. Достижение такой позиции рассматривается как результат переориентации на ранних этапах онтогенеза.

2. Распределения, характерные для площадок на дне трещин показывают большую аксиальность, т.е. достоверно меньшие показатели варьирования. Это можно объяснить большей степенью канализации движения прибойных волн.

3. Суммарные распределения, построенные для представителей разных размерных классов, демонстрируют убывание показателей варьирования с увеличением линейных размеров животного. Предложено объяснение этого факта различиями в скорости роста по-разному ориентированных рачков.

Список литературы

Ивантер Э. В. и Коросов А. В. (1992) Основы биометрии. изд. ПГУ, Петрозаводск.

Соколова М. Н. (1963) Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря. В кн.: Труды ББС МГУ, Т.2; Труды Кандалакшского Государственного заповедника, вып.4 (), р. 69.

Терентьев П. В. и Ростова Н. С. (1977) Практикум по биометрии. Изд. ЛГУ, Ленинград.

Яковис Е. Л. (1994) Предварительные данные о структуре поселения *Circeis armoricana* Saint-Joseph (1894) (Polychaeta, Spirorbidae) на колониях кустистой мшанки *Dendrobeatia murrayana* (Johnston, 1847) и о возможных

причинах ее формирования. Курс. р-та каф. зоол. беспозвоночных БПФ СПбГУ, Санкт-Петербург.

Anderson D. T. and Buckle J. (1983) Cirral activity and feeding in the barnacles *Tessaropora rosea* (Krauss) and *Tetraclitella purpurescens* (Wood) (Cirripedia, Teraclitidae). Bull. Mar. Sci. 33, 645-655.

Ayling A. M. (1976) The strategy of orientation in the barnacle *Balanus trigonus*. Mar. Biol. 36, 335-342.

Ayling A. M. (1983) Factors affecting the spatial distribution of thinly encrusting sponges from temperate waters. Oecologia 60, 412-418.

Barnes H., Crisp D. J. and Powell H. T. (1951) Observations on the orientation of some species of barnacles. J. Anim. Ecol. 20,2, 227-241.

Barnes H. and Powell H. T. (1950) The development, general morphology and subsequent elimination of barnacle populations, *Balanus crenatus* and *B. balanoides*, after heavy initial settlement. J. Anim. Ecol. 19, 175-179.

Batschelet E. (1981) Circular statistics in biology. Acad. Press, London.

Brenchley G. A. and Tidball T. G. (1980) Tube cap orientations of *Diopatra cuprea* (Bosc) (Polychaeta): the compromise between physiology and foraging. Mar. Behav. Physiol. 7, 1-13.

Crisp D. J. (1953) Changes in the orientation of barnacles of certain species in relation to water currents. J. Anim. Ecol. 22, 31-343.

Crisp D. J. (1955) The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. J. Exp. Biol. 32,3, 569-590.

Crisp D. J. and Barnes H. (1954) The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface countour. J. Anim. Ecol. 23, 142-162.

Crisp D. J. and Southward A. J. (1961) Different types of cirral activity of barnacles. Phil. Trans. R. Soc. (Ser. B) 243, 271-308.

Crisp D. J. and Stubbings H. G. (1957) The orientation of barnacles to water currents. J. Anim. Ecol. 26, 179-196.

Harvey P. H., Ryland J. S. and Hayward P. J. (1976) Pattern analysis in bryozoan & spirorbid communities. II. Distance sampling methods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 21, 99-108.

Hiro F. (1939) On the barnacle communities at the Madarai Pier in Korou Island, Palao. Palao Trop. Biol. Stat. Stud. 1,4, 585-595.

Hughes R. G. (1975) The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertensia antennina* (L.). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 55,2, 275-294.

Jorgensen C. B. (1966) Biology of suspension feeding. Pergamon, Oxford.

Keough M. J. (1986) The distribution of a bryozoan on seagrass blades: settlement, growth and mortality. Ecology 67, 846-857.

La Barbera M. (1977) Brachiopod orientation to water current. I. Theory,

laboratory behaviour, and field orientations. *Paleobiology* 3, 270-287.

Lagardere F. and Tardy J. (1980) Un facies d'epifaune nouveau: le facies a *Ectopleura dumortieri* (van Beneden) et *Electra pilosa* (Linne) faune associee, cartographic et evolution saisonniere. *Cah. Biol. Mar.* 21,3, 265-278.

McDougall K. D. (1943) Sessile marine invertebrates of Beaufort, North Carolina: a study of settlement, growth and seasonal fluctuations among pile-dwelling organisms. *Ecol. Monogr.* 13, 321-374.

Moore H. B. (1933) Change of orientation of a barnacle after metamorphosis. *Nature (Lond.)* 132, 969-970.

Norton T. A. (1973) Orientated growth of *Membranipora membranacea* (L.) on the thallus of *Saccorhiza polyschides* (Lightf.) Balt. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 13, 91-95.

Otway N. M. and Underwood A. J. (1987) Experiments on orientation of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105,1, 85-106.

Pullen J. and La Barbera M. (1991) Modes of feeding in aggregations of barnacles and the shape of aggregations. *Biol. Bull.* 181,3, 442-452.

Ryland J. S. and Stebbing A. R. D. (1971) Settlement and orientated growth in epiphytic and epizoic bryozoans. В кн.: Proceedings of the IVth European marine biological Symposium (Edited by Crisp D. J.), p. 105. Cambridge University Press, Cambridge.

Southward A. J. (1955) On the behaviour of the barnacles. II. The influence of habitat and tide level on cirral activity. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 34, 423-433.

Southward A. J. (1957) On the behaviour of barnacles. III. Further observations on the influence of temperature and age on cirral activity. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 36, 323-334.

Stebbing A. R. D. (1971) The epizoic fauna of *Flustra foliacea* (Bryozoa). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 51,2, 283-300.

Thomas F. I. M. (1994) Morphology and orientation of tube extensions on aggregations of the polychaete annelid *Phragmatopoma californica*. *Mar. Biol.* 119,4, 525-534.

Trager G. C., Achituv J. and Genin A. (1994) Effects of prey escape ability, flow speed, and predator feeding mode on zooplankton capture by barnacles. *Mar. Biol.* 120,2, 251-260.

Trager G. C., Hwang J. -S. and Strickler J. R. (1990) Barnacle suspension-feeding in variable flow. *Mar. Biol.* 105,1, 117-127.

Visscher J. R. (1928) Reactions of the cyprid larvae of barnacles at the time of attachment. *Biol. Bull.* 54, 327-335.