

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

Ордена Трудового Красного Знамени
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

ПРОВ 2010

Экология морских организмов

Материалы Всесоюзной
научно-технической конференции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 30348

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

8. Пионтковский С.А. Суточные ритмы активности в поведении некоторых копепод. - В кн.: Распределение и поведение планктона в связи с микроструктурой вод. Киев : Наук. думка, 1977, с. 12 - 19.

9. Ambler J.W., Erost B.W. The feeding behaviour of predatory planktonic copepod *Tortanus discaudatus*. - *Limnol. and Oceanogr.*, 1974, N 3, p. 446-452.

10. Anreku M. Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. - *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 1964, 20, p. 221-231.

11. Erost B.W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. - *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, 17, N 6, p. 805-815.

12. Hag S.M. Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *M. longa* from the gulf of Maine. - *Limnol. and Oceanogr.*, 1967, 12, N 1, p. 40-51.

13. Hodgkin E.P., Rippingale R.J. Interspecies conflict in estuarine copepods. - *Limnol. and Oceanogr.*, 1971, 16, N5, p. 573-576.

14. Kerfoot W.C. Implications of copepod predation. - *Limnol. and Oceanogr.*, 1977, 22, N 2, p. 316-323.

15. Lillelund K., Lasker R. Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. - *Fish. Bull. Nat. Ocean. Atmos. Admin.*, Seattle, 1971, 69, N 3, p. 655-667.

16. McQueen D.J. Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous *Cyclops bicuspidatus thomasi* in Maron Lake, British Columbia. - *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, 26, N 6, p. 1605-1618.

17. Mullin M.M. Feeding of calanoid copepods from the Indian ocean. - In: Some contemporary studies in marine science. London: Allen and Unwin, 1966, p. 127-134.

18. Paffenhöffer G.A. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodites and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. - *Mar. Biol.*, 1971, 11, N 3, p. 286-298.

УДК 594.3:595.70:582.26/.27:576.2

А.В.Празукин

ВЛИЯНИЕ ПРИЛИЗНЕННЫХ ВЫДЕЛЕНИЙ

ЧЕРНОМОРСКИХ МАКРОФИТОВ НА ПОВЕДЕНИЕ

Rissoa splendida Eichw. (MOLLUSCA)

В естественных условиях *Rissoa splendida* предпочитает заросли цистозирн [1, 3, 8, 13]. Такого рода предпочтение, по мнению Н.С.Гаевской [4], можно связать со степенью развития диатомового обрастания на разных видах водорослей, ибо диатомовые водоросли являются основной пищей для этого вида моллюска. Но такое заключение Н.С.Гаевской неполно, так как ею называется только один фактор, влияющий на распределение *R. splendida*.

В многочисленной литературе о специфическом участии внешних метаболитов водорослей в выборе водорослевого субстрата личинками и взрослыми формами сесильных беспозвоночных [2, 6, 7, 15, 17]

указывается, что метаболиты водорослей играют не последнюю роль в распределении *R. splendida*. Так, Г.А.Киселева [6] показала, что оседание личинок *R. splendida* находится в прямой связи с метаболитами цистозирн, которые способны стимулировать окончание их метаморфоза.

С помощью экспериментов нами сделана попытка выяснить роль метаболитов макрофитов при выборе водорослевого субстрата *R. splendida*.

В основе эксперимента животным представляется одновременно морская вода с метаболитами водорослей (опыт) и вода, свободная от них (контроль), пространственно разделенные, но одинаково доступные. Это реализуется с помощью специального прибора (рис. I), сконструированного и используемого Г.А.Киселевой в опытах на личинках моллюсков. Он представляет собой цилиндрическую камеру I, выполненную из плексигласа, разделенную радиально на восемь секторов-ячеек 2. Каждый из них в свою очередь делится на верхние 3 и нижние 4 ячейки. В верхней части прибора по всей окружности имеется неразделенная камера 5, куда из сосуда 6 резиновым сифоном с капельницей 7 непрерывно подается фильтрованная морская вода (газ № 76). Далее с помощью бумажных сифонов 8 она распределяется сначала по верхним ячейкам, затем по нижним. Избыток воды удаляется через отверстие 9 в центре прибора. Отверстие закрыто металлической сеткой. Уровень воды в приборе устанавливается по принципу сообщающихся сосудов (устройство IO и II).

В верхние ячейки прибора (через одну) помещали свежесобранные водоросли, свободные от видимых макрообрастаний: цистозира - верхушки четырех-пятимесечных веточек, кладофора - верхушки водорослей (возраст кустов не определялся), каллитамнион - целые растения (один кустик на одну ячейку). В те же ячейки через каждые 15 - 20 минут добавляли растворы метаболитов соответствующих видов водорослей из расчета 25 мл на четыре ячейки. Остальные ячейки оставались свободными. Так как биомассу помещаемых в ячейки водорослей не учитывали и концентрации вносимых растворов метаболитов водорослей не измеряли, то результаты, получаемые в опытах, считали качественными. Постоянный проток морской воды (120 (120 мл/мин) обеспечивал равномерное поступление в ячейки воды с метаболитами одного вида водорослей (опыт) и без них (контроль). В центре прибора помещали животных *Rissoa splendida* (Eichw.) по 10 - 20 экз. одной размерной группы. Условно животных делили на

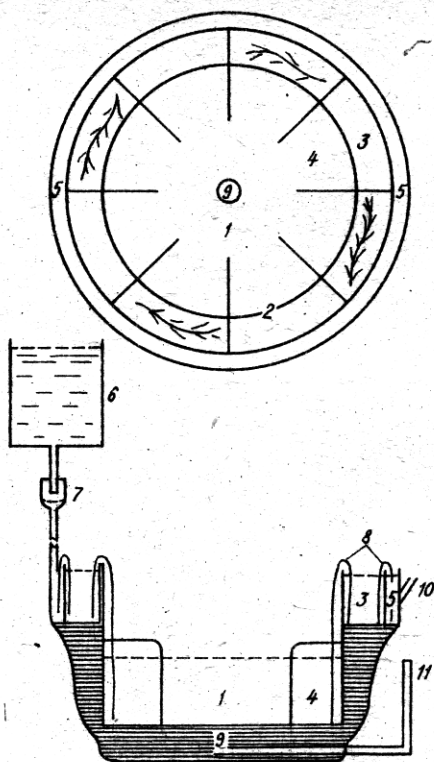


Рис. I. Экспериментальная установка, используемая в опытах (объяснение в тексте).

особи: "юные" - 1-2,5 мм, "молодые" - 2,5 мм и "взрослые" - 5 мм. Через 5, 30, 45 и 60 мин подсчитывали число животных, распределившихся по нижним ячейкам (контроль-опыт), и число оставшихся в центре.

Если животные не реагируют на внешние метаболиты водорослей, то их распределение по ячейкам (контроль - опыт) должно быть одинаково. Наблюдаемое различие в распределении животных указывает на наличие у животных избирательного поведения, которое будем характеризовать следующим образом:

1) положительная реакция - животные отдают предпочтение ячейкам с метаболитами водорослей (если различие между контролем и опытом статистически достоверно);

2) отрицательная реакция - животные избегают ячейки с метаболитами (если различие между контролем и опытом статистически достоверно);

3) отсутствие реакции - если различие между контролем и опытом статистически недостоверно;

4) для оценки величины избирательной реакции (степени предпочтения - *m*) выбран следующий критерий - отношение числа животных в опыте к числу животных в контроле (при положительной реакции) и отношение числа животных в контроле к числу животных в опыте (при отрицательной реакции).

Животных (*R. splendida*) собирали в день постановки опытов с кустов цистозиры (глубина 1,5 - 2 м). В качестве доноров метаболитов были выбраны три вида водорослей: *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag., *Cladophora albida* (Huds.) Kütz. u. *Callithamnion corymbosum* (J.E.Smith) (Lyngb.). Такой выбор водорослей не случаен. Обитая в непосредственной близости, эти водоросли по-разному заселены *R. splendida*: на цистозире наблюдается 1,5 - 2,0 тыс. особей на 1 кг живой цистозиры при средней живой массе моллюска, равной 40 мг [4]; на кладофоре встречаются единичные экземпляры (мелкие формы); на каллитамнионе *R. splendida* отсутствует.

Растворы внешних метаболитов водорослей получали в день постановки опытов. Свежесобранные нестерильные талломы макрофитов (20 кусочков по 15 см) помещали в стеклянный сосуд с морской водой (2 л) при температуре на 1-2°C выше природной и оставляли при естественном освещении. После двухчасовой экспозиции водоросли удаляли, а воду фильтровали через стеклянный фильтр № 4 или через двойной бумажный фильтр.

Дата, условия проведения и варианты постановки эксперимента, а также количество опытов по каждому эксперименту и количество животных, используемых в каждом опыте, приведены в таблице.

Поиск, выбор и избегание животными субстратов и ориентация в среде имеют прямое отношение к формированию сообществ донных животных. 70-80% донных беспозвоночных обладают пелагическими личинками, длительно пребывающими в планктоне [16]. Особое значение приобретает система физиологических реакций осевших личинок и взрослых особей на химические стимулы при выборе необходимого субстрата (места обитания). Под химическим стимулом мы понимаем действие любых органических или неорганических соединений, способству-

Условия постановки экспериментов

Доноры метаболитов	Время проведения эксперимента	Количество во опытовых	Количество живот- ных в опыте	Добавле- ние мета- болитов водорос- лей в вер- хние ячей- ки	Возрастные группы животных		
					"взрос- лые" 1-2,5 мм	"моло- дые" 2,5 мм	"взрос- лые" 5 мм
<i>Cystoseira barbata</i> (Good, Et Wood). Ag.	Август, 1973 г.	60	10-20	+	+		
	Сентябрь, 1974 г.	30	20	+		+	
		30	20	+			+
<i>Cladophora albida</i> (Huds.) Kütz.	Сентябрь, 1974 г.	30	10	+		+	
		30	10	+			+
<i>Callithamnion co- rymbosum</i> (J.E.Smith) (Lyngb.)	Сентябрь, 1974 г.	20	10				
<i>Cystoseira barbata</i> (Good, Et Wood). Ag	Июль, 1975 г.	60	10				
<i>Cladophora albida</i> (Huds.) Kütz.							

ищих отысканию необходимого субстрата. Эти соединения могут быть как простыми сигнализаторами, так и веществами, которые способны усваиваться организмами и включаться во внутренний метаболизм, влияя на физиологические процессы.

Рассмотрим влияние метаболитов водорослей на выбор животными (*R. splendida*) водорослевого субстрата и возрастные особенности поведенческой реакции животных (*R. splendida*) на метаболиты макрофитов.

На рис. 2 показана реакция *R. splendida* на метаболиты трех видов водорослей. Метаболиты цистозиры вызывают положительную реакцию у молодых особей, а для взрослых они оказываются безразличными, хотя и наблюдается тенденция избегания ячеек с метаболитами. Метаболиты кладофоры вызывают отрицательную реакцию как у

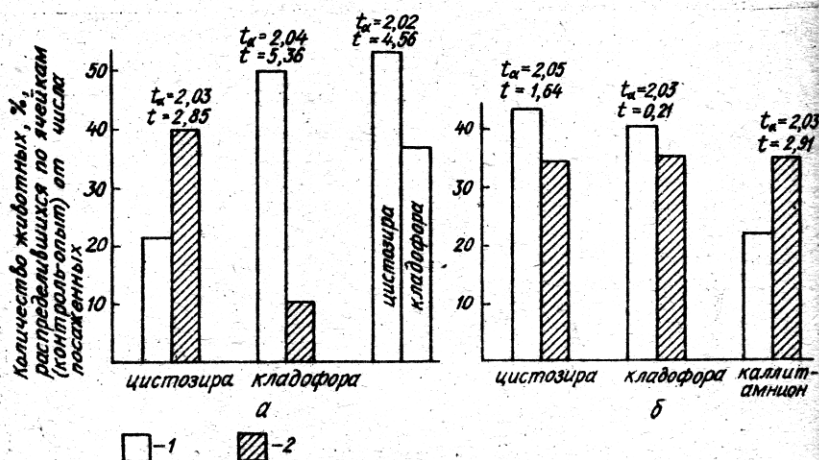


Рис. 2. Влияние метаболитов водорослей на выбор *R. splendida* водорослевого субстрата:

а - "молодые" особи; б - "взрослые" особи; 1 - контроль (ячейки без метаболитов); 2 - опыт (ячейки с метаболитами).

молодых особей, так и у взрослых. У последних реакция поиска выражена слабо. При одновременном предоставлении животным метаболитов цистозиры и кладофоры *R. splendida* отдает предпочтение раствору метаболитов цистозиры. Метаболиты каллитамниона оказывают положительное влияние на ориентацию взрослых особей *R. splendida*.

Результаты наших опытов согласуются с наблюдаемым в природе распределением *R. splendida* по двум видам водорослей: цистозире

и кладофоре. Отсутствие *R. splendida* на каллитамнионе в естественных условиях, по-видимому, не связано с выделениями метаболитов, так как в эксперименте моллюски не избегали ячеек с метаболитами этих водорослей.

Метаболиты, предлагаемые животным, представляют смесь метаболитов макрофитов и метаболитов микроперифитона, которые в небольших количествах присутствуют на талломах этих видов водорослей (рис.3). Видовой состав и количество микроперифитона на тех

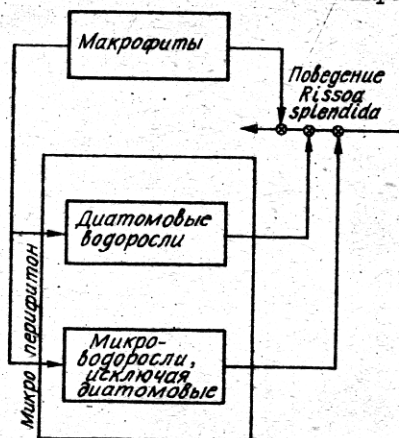


Рис.3. Возможные варианты влияния внешних метаболитов макрофитов и микроперифитона этих же видов водорослей на поисковое поведение *R. splendida* при выборе его водорослевого субстрата.

или иных водорослях-хозяевах в определенной степени будут обуславливаться теми химическими соединениями, которые выделяют макрофиты [5, 12, 14]. Следовательно, метаболиты макрофитов (стрелка 1 на рис.3) оказывают влияние на величину потока и определяют характер действия метаболитов микроперифитона (стрелки 2 и 3) на поведение животных. Возможно, что внешние выделения диатомовых водорослей (стрелка 3) (доминирующая группа микроперифитона цистозир [9]) расцениваются риссой как информация о наличии пищи, даже если их концентрация в среде мала, потому что известно, что некоторые водные беспозвоночные способны улавливать ничтожно малые количества химических соединений и реагировать на них соответ-

ствующим образом [11]. Метаболиты макрофитов (стрелка 4) способны непосредственно оказывать влияние на поведение животных. Полученный в экспериментах резко противоположный отклик риссы на метаболиты цистозир и кладофоры (рис.2,а) нельзя объяснить только неодинаковостью диатомового обрастания на этих видах водорослей. Животные положительно реагируют на воду с метаболитами цистозир, в которой безусловно присутствуют и метаболиты диатомовых водорослей. Но тот факт, что они избегают, а не относятся индифферентно к метаболитам кладофоры, указывает на прямое влияние метаболитов этих водорослей на поведение *R. splendida*.

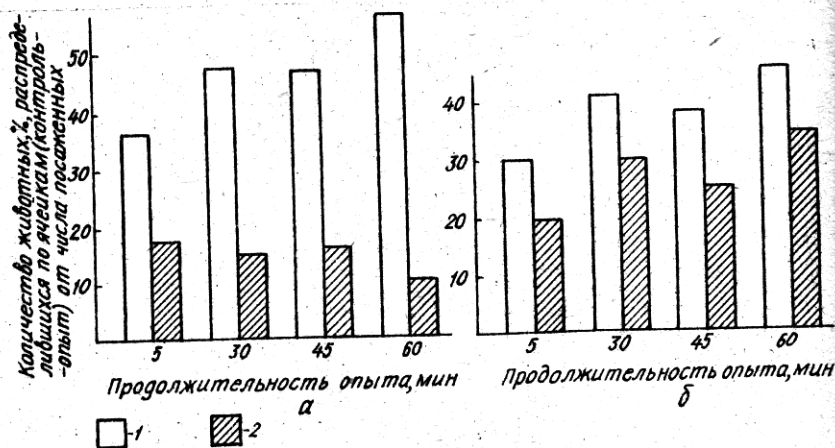


Рис.4. Изменения в характере распределения животных (*R. splendida*) по контрольным (1) и опытным (2, метаболиты кладофоры) ячейкам в течение опыта:

а - молодые особи; б - взрослые особи.

Через 5 минут после начала опыта примерно половина посаженных в центр прибора животных распределялась по ячейкам и намечался характер распределения - предпочтение ячеек без метаболитов кладофоры (рис.4). Общее число животных, распределившихся за время опыта по ячейкам (рис.5), увеличивалось как в группе молодых, так и в группе взрослых особей. Однако степень предпочтения (m) изменялась за время опыта у взрослых и молодых неодинаково (см. рис.5). У взрослых она остается постоянной (в пределах 1,5), а у молодых повышается от 2,5 до 5,6. Взрослые особи, занявшие те или иные ячейки в начале опыта (через 5 минут), в дальнейшем, как правило,

их не покидали, активного перехода из ячеек в ячейки не наблюдалось. Молодые особи вели себя иначе. Большинство животных сразу отскивали ячейки без метаболитов, другие, оказавшиеся в ячейках с метаболитами, через непродолжительное время покидали их. Наблюдался и обратный переход моллюсков из ячеек без метаболитов в ячейки с метаболитами, но число таких животных было незначительным.

Риссой ("юные" и "молодые" особи) положительно реагировали на метаболиты цистозирны. Отсутствие реакции отмечалось у взрослых особей (рис.6,б). На метаболиты кладофоры отрицательная реакция у молодых особей и отсутствует реакция у взрослых (рис.6,б). Величина избирательной реакции (степень предпочтения) как на метаболиты цистозирны, так и на метаболиты кладофоры у *R.splendida* снижается в следующем порядке: "юные" особи "молодые" особи "взрослые" особи (рис.7,б,в).

В опытах Г.А.Киселевой [6] (рис.6,а) по влиянию метаболитов цистозирны на оседание и метаморфоз

личинки *R.splendida* добавка вытяжки цистозирны в воду с личинками заметно стимулировала их оседание и метаморфоз (рис.6,а; 7,а). При предоставлении личинкам пористого субстрата (пенопласт) наблюдался больший эффект (степень предпочтения) в оседании, чем при добавлении метаболитов (рис.6,а; 7,а). При одновременном сочетании пористого субстрата и вытяжки метаболитов отмечалось 100%-ное оседание, такое, как на живую водоросль (рис.6,а; 7,а). Величина избирательной активности (степень предпочтения) (в данном случае для личинок - отношение числа осевших личинок к числу неосевших при условии одновременного сочетания субстрата и вытяжки цистозирны) превышала величины избирательной реакции (степень предпочтения), полученные у взрослых особей (рис.7,а,б,в).

Значение одних и тех же метаболитов водорослей различно для личинок, молодых и взрослых особей *R.splendida* (табл.2). Для оседающих личинок метаболиты водорослей - это и сигнализаторы, ка-

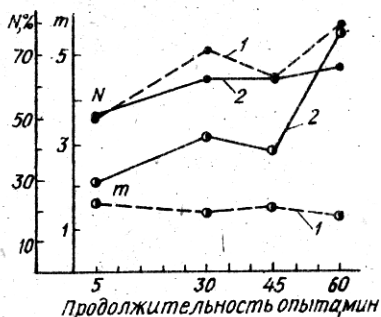


Рис.5. Изменения суммарного числа животных ($N\%$), распределяющихся по ячейкам (контроль-опыт), и изменения величины избирательной реакции (степень предпочтения, m) у животных в течение опыта: 1 - "взрослые" особи; 2 - "молодые" особи.

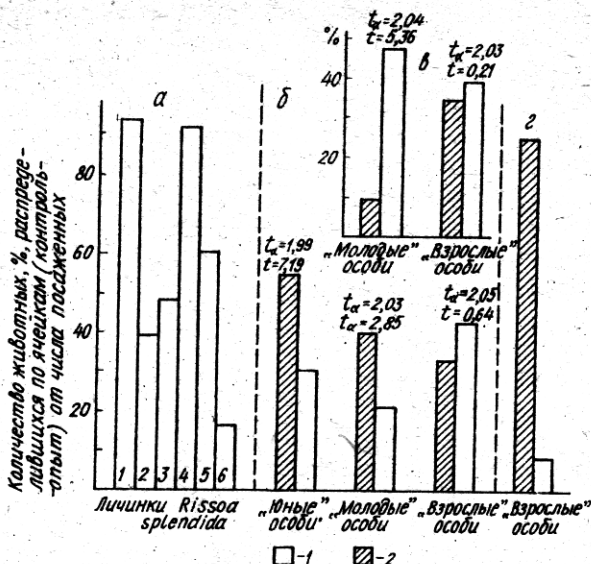


Рис. 6. Возрастные особенности поведенческой реакции *R. splendida* на метаболиты макрофитов (1 - опыт; 2 - контроль):

а - влияние органических веществ, выделяемых живой цистозирой, на метаморфоз и оседание личинок *R. splendida* (по материалам Г.А. Киселевой [6]);

1 - цистозира живая; 2 - цистозира экстрагированная; 3 - раствор вытяжки цистозеры; 4 - пенопласт, обработанный вытяжкой; 5 - пенопласт, не обработанный вытяжкой; 6 - фильтрованная вода;

б - поведенческая реакция животных на метаболиты цистозеры; в - на метаболиты кладофоры;

г - заштрихованный столбец - количество *R. splendida* на талломах цистозеры с диатомовыми водорослями; незаштрихованный столбец - количество *R. splendida* на талломах цистозеры, не содержащих диатомовых водорослей (по материалам Н.С. Гаевской [4]).

ывающие влияние на органы чувств, и соединения, стимулирующие и ускоряющие метаморфоз личинок. Начало метаморфоза и сам метаморфоз - не следствие наличия метаболитов водорослей. Этот процесс регулируется внутренними физиологическими причинами. Метаболиты же водорослей выступают, вероятно, лишь как ускорители этого процесса.

Для "юных" и "молодых" особей *R. splendida* (взрослая стадия) метаболиты водорослей имеют примерно то же значение, что и для личинок. Во-первых они выступают в качестве химических ин-

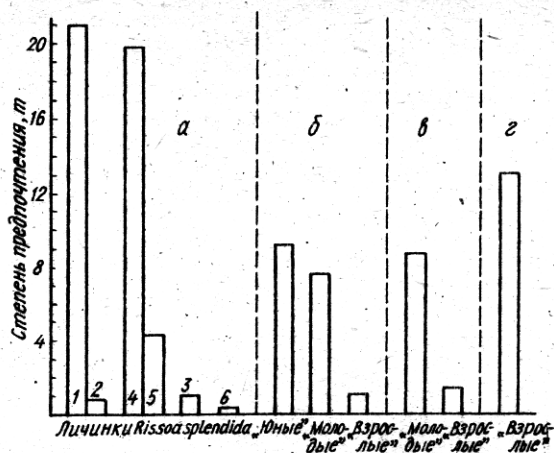


Рис.7. Изменения избирательной реакции (степень предпочтения, *m*) на метаболиты макрофитов у разных возрастных стадий *R. splendens* (обозначения те же, что на рис.6).

дикаторов при выборе благоприятного субстрата. Возможно, это необходимо при суточных миграциях животных или для перехода от одних водорослей к другим в случае вынужденного оседания и метаморфоза личинок на неподходящем субстрате. Во-вторых, метаболиты водорослей, возможно, оказывают влияние на рост животных.

"Взрослые" особи оказались менее чувствительными к метаболитам цистозир и кладофор (рис.2) по сравнению с младшими возрастными группами, но в опытах они реагировали на метаболиты каллитамниона, на котором в природных условиях риссои не встречаются. Возможно, что для "взрослых" особей *R. splendens* метаболиты водорослей перестают играть ту экологическую роль, которую они выполняют для "юных" и "молодых" особей. В опытах Н.С.Гаевской [4] степень предпочтения в случае одновременного предоставления животным веточек цистозир с диатомовыми водорослями и без таковых достигала 13 (рис.7,г). Эта величина примерно в 13 раз превышала степень предпочтения метаболитов цистозир "взрослыми" особями (рис.7,б). Возможно, что одним из основных критериев, определяющих выбор "взрослыми" моллюсками водоросли-хозяина, является наличие диатомовых водорослей на талломах макрофитов, а не метаболитах макрофитов.

1. Арнольди А.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1949, 7, с. 127 - 192.
2. Брайко В.Д. Роль субстрата в оседании личинок мшанок. - В кн.: Вопросы биоокеанографии. Киев: Наук. думка, 1967, с. 75-83.
3. Виноградова З.А. Материалы по биологии моллюсков Черного моря. - Тр. Карадаг. биол. станции АН УССР, 1950, вып. 9, с. 100 - 159.
4. Гаевская Н.С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение I. Питание брюхоногого моллюска *Rissoa splendide* Eichw. - Тр. Ин-та океанологии АН УССР, 1954, 8, с. 269 - 290.
5. Кабанова Ю.Г. Влияние вытяжек из цистозир и филофоры на некоторые макрופиты. - Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1959, 30, с. 156 - 165.
6. Киселева Г.А. Исследования по экологии личинок некоторых массовых видов бентосных животных Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1965. - 20 с.
7. Киселева Г.А. Факторы, стимулирующие метаморфоз личинок двустворчатого моллюска *Brachiodontes lineatus* (Gmelin). - Зоол. журн. 1966, 45, вып. 10, с. 1571 - 1573.
8. Маккавеева Е.Б. Динамика численности и биомассы *Rissoa splendide* Eichw. прибрежного участка Крыма. - Тр. Севастоп. биол. станции, АН УССР, 1959, 12, с. 101 - 107.
9. Маккавеева Е.Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1960, 13, с. 27 - 38.
10. Резниченко О.Г. Фауна зарослей цистозир Черного моря. - Тр. Ин-та океанологии, 1957, 23, с. 185 - 194.
11. Тамонев А.Х. Летучие вещества, запахи и их биологическое значение. - М.: Знание, 1974. - 9с. /Сер. Биология; № 8/.
12. Хайлов К.М., Ланская Л.А. Некоторые факторы химического воздействия цистозир на одноклеточные водоросли. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1964, 17, с. 351 - 360.
13. Шаронов И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага. - Тр. Карадаг. биол. станции АН УССР, 1952, вып. 12, с. 68 - 77.
14. Langlois G.A. Effect of algal exudates on substratum selection by *Matile telotrochs* of the marine peritrich ciliate *Vorticella marina*. - J. Protozool., 1975, 22, p. 115-123.
15. Ryland I.S. Experiments on the selection of algal substrates by polyzoon larvae. - J. Exptl. Biol., 1959, 36, p. 613.
16. Thorson G. Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier. - Ökologie Zool. Anz., 1952, 16, suppl. S. 401-412.

УДК 582.26/27:581.1(262.5)+595.373:591.1

А.Г.Коротков

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ МЕТАБОЛИТОВ ЧЕРНОМОРСКИХ МАКРОФИТОВ
НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ И РОСТ МОЛОДИ ИЗОПОД

IDOTEA BALTICA BASTERI (A и d.)

Как известно, макрофиты являются одними из основных продуцентов растворенного органического вещества (РОВ) в прибрежной зоне. В составе выделяемых водорослями метаболитов помимо соеди-