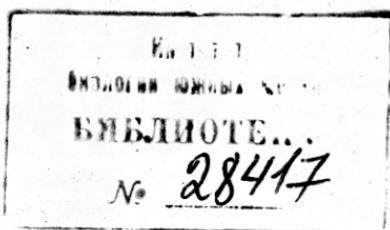


АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДENA ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ПОВЕДЕНИЕ
МОРСКОГО ПЛАНКТОНА
В СВЯЗИ
С МИКРОСТРУКТУРОЙ
ВОД



5. Пионтковский С.А., Петина Т.С. Количественное описание поведения веслоногого рака *Acartia clausi* при питании водорослями. - Биология моря, Владивосток, 1975, № 6, с.49-56.
6. Северцов А.Н. Эволюция и психика. Собр. соч. в 6-ти томах. Т.3. 289 с.
7. Champalbert G. Etude de l'activite natale rythmique d'*Anomalocera petersoni* (Copepode Pontellide). - C.r. Acad. Sci., D, 1976, 282, N 9, p. 921-923.
8. Marshall S.M., Orr A.P. On the biology of a marine Copepod. - In: Springer Verlag Berlin Heidelberg New York, 1972, p. 1-195.

УДК 591.173

Е.В. Павлова, Л.В. Царева
ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ
ИЗ ПЛАНКТОНА ЭГЕЙСКОГО МОРЯ

На примере *Calanus helgolandicus* и *Pleurobrachis rhodopis* из Черного моря было показано повышение двигательной активности с увеличением объема аквариума, в котором они находились ΔV . Аналогичные наблюдения проведены с некоторыми планктонными животными из Эгейского моря.

Аквариумы из органического стекла были трех объемов: 0,1; 1,0 и 12 л. Они наполнялись водой, фильтрованной через двойной мембранный фильтр № 6. Животных, как правило, вылавливали из слоя 0-25 м большой сеть Джеди, оборудованной газом № 23. В лаборатории отобранных для наблюдений животных содержали около 0,5-1 ч в сосуде с фильтрованной водой. Температура воды в аквариумах колебалась в пределах 22 - 25°C. Для наблюдений были выбраны представители различных систематических групп планктонных ракообразных (*Copepoda*, *Ostracoda*, *Euphausiidae*) и сальп, относящихся к разным экологическим группировкам. Среди копепод два вида - *Euchaeta marina* и *Pleuromemna gracilis* - в естественных условиях могут совершать суточные вертикальные миграции, один вид - *Pontella mediterranea* - приспособился постоянно жить в поверхностном слое моря. *Ostracoda* и *Euphausiidae*, до вида неопределенного, считаются достаточно активными мигрантами, а сальпы (*Thalia democratica*) обитающими преимущественно в верхних слоях.

Двигательная активность указанных животных исследовалась двумя методами: визуальными наблюдениями, позволявшими судить о соотношении времени, затрачиваемого на движение и отдых у планктонов в течение 1 ч, и при помощи киносъемки как более объективного метода расчета скорости их движения. Для медленно движущейся сальпы *Thalia democratica* скорость была определена и при ви-

визуальных наблюдениях: время измерялось по секундомеру, путь – по линейке. В данном сообщении приведены результаты визуальных наблюдений.

В каждый из трех аквариумов помещался 1 экз. данного вида животных. Наблюдения состояли в беспрерывной регистрации в течение 1 ч по секундомеру всех видов двигательной активности. Способы перемещения в пространстве и состояния относительного покоя (когда активного поступательного движения нет) для каждого вида животных были специфичны, поэтому число параметров, отражающих тот или иной вид двигательной активности, для каждого вида было разным; для каждого из них менялось число регистраций за 1 ч. Среднее число регистраций двигательной активности по видам приведено в табл. I. Общее количество регистраций при наблюдении в трех аквариумах составило около 4000 (табл. I).

Таблица I
Количество регистраций состояния двигательной активности
у средиземноморских планктонтов

Вид	Число параметров двигательной активности	Среднее число регистраций за 1 ч по каждому параметру	Общее количество регистраций за 1 ч в одном аквариуме	Количество часовых наблюдений в одном аквариуме
<i>Eucheta</i>	7	20	140	2
<i>Pleurogamme</i>	6	40	240	1
<i>Pontella</i>	6	30	360	2
<i>Ostrecoda</i>	2	20	40	2
<i>Euphausiidae</i>	4	30	120	2
<i>Thelia</i>	4	15	60	1

Результаты. Типы двигательной активности и их изменение с увеличением объема воды в сосуде у разных видов планктонных животных представлены в табл. 2 – 7. Приведенные материалы свидетельствуют о том, что с увеличением объема аквариума у всех наблюдавших видов происходило изменение соотношения времени, затрачиваемого на активное поступательное движение, и времени, расходуемого на относительный покой. Беспрерывная регистрация продолжительности тех или иных состояний животных позволила также получить более подробные данные об их двигательном поведении.

Удивительно четко повышалась двигательная активность с увеличением объема у *Thelis democratica* размером 1,5x0,8 см. Нежное прозрачное тело этого животного обычно повреждается при вылове сетью Джеди. Как правило, в первую очередь при этом нарушается способность к активному движению. В данном случае сальпа была очень активна и наблюдения во всех трех аквариумах проведены на одном и том же экземпляре. Как видно из табл.2, общее время, расходуемое на активное движение, возрастало в три раза с увеличением объема от 0,1 до 1,0 и более четырех раз при дальнейшем увеличении объема до 12 л. Скорость поступательного движения в аквариуме объемом 12 л увеличивалась почти в пять раз (от 0,6 до 2,9 см/с). В связи с этим возрастала и средняя скорость перемещения (с учетом покоя) животного в течение 1 ч. При отсутствии активного поступательного движения у сальпы можно выделить три состояния: когда животное висит в толще воды, падает вниз под действием силы тяжести и лежит на дне, пульсируя всем телом. В аквариуме объемом 0,1 л около 40% времени животное лежит на дне или висит в толще, свободного падения не наблюдалось. В 12 л аквариуме – висит в толще всего около 4%, на дно не опускается совсем, иногда наблюдается свободное падение (табл.2).

Поведение сальпы в объеме 0,1 л можно представить как чередование кратковременного поступательного движения, находящаяся в толще без движения (в несколько раз более продолжительного по времени) и длительного отдыха на дне сосуда. В литровом сосуде поведение аналогично, но вдвое увеличивалось время поступательного движения. В большом аквариуме поступательное движение чередовалось с состоянием, когда животное почти неподвижно висит в толще при резко возросшей продолжительности поступательного движения от остановки до остановки и снижении времени, затрачиваемого на отдых (рис.1). Таким образом, общая двигательная активность *Thalia democratica* с увеличением объема аквариума от 0,1 до 12 л повышалась в среднем в четыре раза.

Увеличение объема в аквариуме влияло также на поведение эндофазийд (длина тела 1,5–2 мм). Общее время поступательного движения с увеличением воды в аквариуме по сравнению с самым малым увеличивается вдвое. Происходит это в результате увеличения движения как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях. В самом малом аквариуме непродолжительное поступательное движение (9 ± 3 с) чередуется с более длительными остановками

(2 мин 27 с ± 25 с). С увеличением аквариума до I л продолжительность поступательного движения увеличивается вдвое при некотором сокращении времени на остановки. Характер движения остается таким же, как и 0,1 л аквариума. В I2 л еще сокращается время на остановки. Время, расходуемое на поступательное движение между двумя остановками, существенно не менялось (табл.3).

Таблица 2
Двигательная активность и скорость движения у *Thalia democratica*
в сосудах разного объема за I ч наблюдения

Вид активности	0,1 л		1,0 л		I2,0 л	
	мин, с	%	мин, с	%	мин, с	%
Поступательное движение	14 ²⁰	23,9	33 ¹⁶	55,5	56 ⁵³	94,8
Отсутствие поступательного движения	45 ⁴⁰	76,1	26 ⁴⁴	44,5	3 ⁰⁷	5,2
висит в толще воды	20 ²²	33,9	17 ¹⁸	28,8	2 ¹⁷	3,8
падение	-	-	-	-	0 ⁵⁰	1,4
лежит на дне	25 ¹⁸	42,2	9 ²⁶	16,7	-	-
Скорость поступательного движения, см/с	0,6± 0,05		1,0± 0,08		2,9± 0,11	
Средняя скорость за час, см/с	0,22		0,55		0,95	

Своеобразное двигательное поведение в дневное время наблюдалось у остракод. Во всех трех аквариумах ракоч попеременно либо лежал на дне, часто работая конечностями, либо совершал круговые движения в толще с достаточно большой скоростью. Как видно из табл.3, время, затрачиваемое раком на вращательное движение и на отдых, примерно одинаково во всех трех объемах. С увеличением объема воды в аквариуме (от 100 мл до I л) у остракод вдвое сокращалось время остановки и в три раза увеличивалась продолжительность вращения в толще. При дальнейшем повышении объема аквариума изменение этих параметров не наблюдалось (рис.2).

По сравнению с остракодами и эвфаузиидами представители отряда копепод двигались активнее во всех трех аквариумах.

Поступательное движение у самок *Pleurotomanthus gracilis*, например, осуществляется равномерным и скачкообразным движением. Соотношение этих двух видов в течение I ч изменяется в зависимости

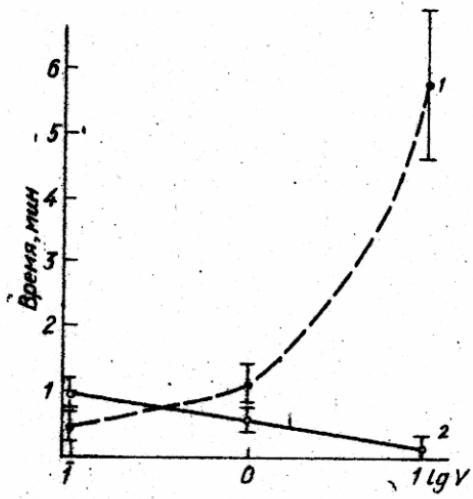


Рис.1. Изменение времени, затрачиваемого *Thalia democratica* на поступательное движение между двумя остановками (1) и продолжительность остановок (2) при движении в сосудах разного объема (V , л).

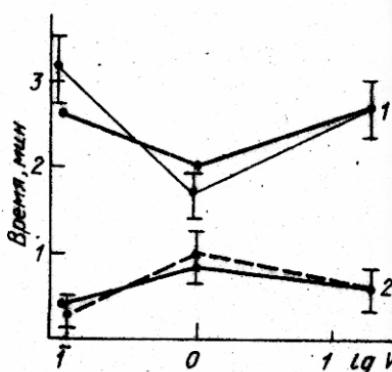


Рис.2. Продолжительность одной остановки (1) и вращательного движения между двумя остановками (2) в минутах у *Oncchoscelis sp.* в сосудах разного объема (V , л).

от объема аквариума, но в общем – большая часть времени расходуется на равномерное движение в основном в горизонтальном направлении (сюда относились также движение по кругу, у поверхности или у дна и все перемещения, которые нельзя было в строгом смысле слова назвать вертикальными). С увеличением объема воды до 12 л время поступательного движения у раковиков повышалось втрое (табл.4). При равномерном движении в горизонтальном направлении увеличение объема аквариума мало отражается на продолжительности одного акта движения (от остановки до остановки), зато при этом в шесть раз уменьшается длительность остановок (рис.3, а). При скачкообразном движении в 100 мл и в 1 л рак может осуществить скачки небольшой протяженности, длина которых ограничена размерами аквариума по диагонали. Чем больше аквариум, тем большие по длине и по длительности скачки совершают ракок. С увеличением объема в аквариуме до 12 л примерно в три раза возрастает

число скачков и более чем в 16 раз время, расходуемое на них в течение 1 ч (табл.4,5). В зависимости от объема воды в аквариуме меняется и общий характер движения у *Pleurobranchia*. В самом малом аквариуме животное подолгу "толчется" на месте или совершает частые подскоки в толще воды, долго лежит на дне и мало времени затрачивает на поступательное движение. Продолжительность одной остановки - 53 ± 12 с. В литровом аквариуме у ракча реже наблюдаются подскоки и "толчание" на месте, иногда животное висит в толще. Продолжительность одной остановки сокращается до 13 ± 2 с, скачки относительно редки. В 12-литровом аквариуме ракчи в основном скачут через весь аквариум, активно двигаются по горизонтали и вертикали и сокращают время остановки до 9 ± 2 с.

Таблица 3

Двигательная активность у представителей *Euphausiidae*
и *Ostracoda* в сосудах разного объема за 1 ч наблюдения

Вид активности	0,1 л		1,0 л		12,0 л	
	мин, с	%	мин, с	%	мин, с	%
<i>Euphausiidae</i>						
Поступательное движение	15 ⁰⁰	25,0	20 ¹⁴	33,7	32 ³⁶	54,3
по горизонтали	11 ⁵⁶	19,9	17 ⁰⁹	28,6	20 ¹⁴	33,7
по вертикали	3 ⁰⁴	5,1	3 ⁰⁵	5,1	12 ²²	20,6
Отсутствие поступательного движения	45 ⁰⁰	75,0	39 ⁴⁶	66,3	27 ²⁴	45,7
лежит на дне	40 ³⁶	67,7	25 ²²	42,3	13 ¹⁰	21,9
"толчание"	4 ²⁴	7,3	14 ²⁴	24,0	14 ⁰⁶	23,5
падение	-	-	-	-	0 ⁰⁸	0,3
<i>Ostracoda</i>						
круговые движения в толще воды	9 ³⁷	16,0	18 ¹⁵	31,7	11 ¹⁸	18,8
лежит на дне	50 ²³	84,0	41 ⁴⁵	68,3	48 ⁴²	81,2

Очень сходное поведение наблюдалось у самок *Euchaeta marina* (табл.6). С увеличением объема воды в аквариуме общее время, затрачиваемое за 1 ч на активное поступательное движение в ночное время, повышается у этого вида в шесть раз. Продолжительность скачкообразного движения в течение 1 ч и общее число скачков с повышением объема также увеличивается. Причем, как и у *Pleuro-*

шении размер скаков ограничен размерами аквариума, а их количество обусловлено увеличением пространства для движения (табл.5). Рачки отдыхают в аквариумах при трех состояниях: лежат на дне, висят в толще и совершают свободное падение. В двух меньших по объему аквариумах зухета 80-54% в течение 1 ч лежит на дне; в 12-литровом аквариуме отдых осуществляется в толще воды ("висит", "падает"). Продолжительность поступательного движения от одной остановки до другой с увеличением объема аквариума повышается; одновременно сокращается длительность остановки (рис.3, б).

Таблица 4

Двигательная активность у *Pleurobranchus gracilis*

в сосудах разного объема за 1 ч наблюдения

Вид активности	0,1 л		1,0 л		12,0 л	
	мин, с	%	мин, с	%	мин, с	%
Поступательное движение	23 ⁵⁵	39,9	33 ¹⁶	55,4	52 ³²	87,7
Равномерное	16 ¹⁹	27,2	29 ³⁷	49,4	51 ⁴⁶	86,2
в горизонтальном направлении	13 ⁵⁰	23,0	21 ⁵¹	36,5	40 ⁰²	66,6
в вертикальном	2 ²⁹	4,2	7 ⁴⁶	12,9	11 ⁴⁴	19,6
Скачкообразное	7 ³⁶	12,7	3 ³⁹	6,0	0 ⁵²	1,5
скакки	-	-	0 ⁰³	-	0 ⁵²	1,5
подскоки	7 ³⁶	12,7	3 ³⁶	6,0	-	-
Отсутствие поступательного движения	36 ⁰⁵	60,1	26 ⁴⁴	44,6	7 ²¹	12,3
лежит на дне	17 ^{II}	28,6	13 ⁵⁸	23,3	3 ⁵⁴	6,5
висит в толще воды	-	-	3 ³⁵	6,0	0 ²⁸	1,0
падение	1 ²⁸	2,4	4 ¹⁰	6,9	1 ¹⁹	2,2
"тоттание"	17 ²⁶	29,0	5 ⁰¹	8,4	1 ⁴⁰	2,6

Аналогичные наблюдения за двигательной активностью были проведены примерно через 1-1,5 суток пребывания *Buchetta* в лабораторных условиях. Размер раков был одинаковым, выловлены они были одной сетью в ночное время из слоя 50-0, температура воды, при которой ракки содержались в лаборатории, примерно на 1,5-2°C выше, чем в море в момент лова. Сравнение некоторых параметров двигательной активности у *Buchetta* при разном времени пребывания в лабораторных условиях дано в табл.7. Общее время, затрачиваемое на по-

Таблица 5

Количество и размер скаков у взрослых копепод
при движении в аквариумах разного объема

Длина скакка, мм	0,1 л	1,0 л	12,0 л
<i>Pleuroxammina gracilis</i>			
2 - 3	6	-	-
7	14	-	-
12 - 14	-	6	20
25 - 30	-	-	23
<i>Buchsella marina</i>			
2 - 3	14	-	-
7	5	7	-
12 - 14	1	3	48
25 - 30	-	-	14

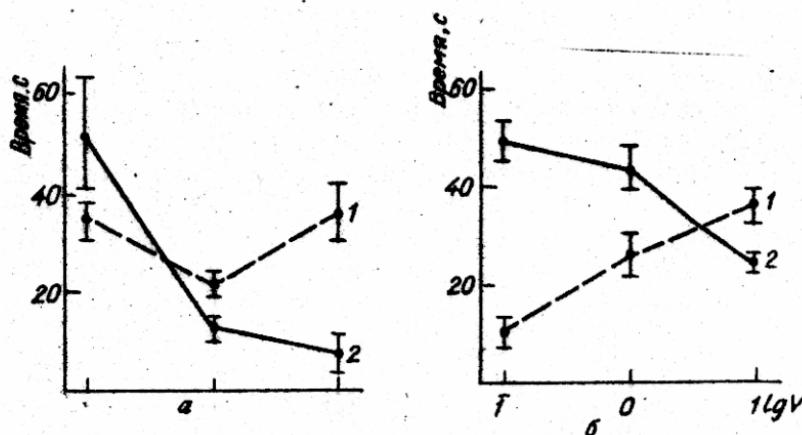


Рис.3. Изменение продолжительности поступательного движения от остановки до остановки (1) и длительности остановок (2) в судах разного объема:
а - *Pleuroxammina gracilis*; б - *Buchsella marina*.

ступательное движение у раков, содержащихся в лаборатории около суток, уменьшается примерно в два раза; значительно уменьшается время, расходуемое на скачкообразное движение, а число скаков, совершаемых в течение 1 ч, уменьшается в 3,5-5 раз (табл.7). Можно предположить, что двигательная активность *Buchsella* при длитель-

ном содержании в лабораторных условиях сильно снижается и не может являться адекватным отражением активности в природных условиях.

Таблица 6

Двигательная активность *Euchaeta marina*
в сосудах разных объемов (самки свежевыловленные)

Вид активности	0,1 л		1,0 л		12,0 л	
	мин, с	%	мин, с	%	мин, с	%
Поступательное движение	8 ³⁵	14	21 ⁵²	36	49 ¹⁶	82
Равномерное	7 ⁰²	12	21 ¹⁹	35	47 ⁰⁰	78
в горизонтальном направлении	6 ²²	11	15 ⁰¹	25	23 ⁴⁴	39
в вертикальном направлении	0 ⁴⁰	1	6 ¹⁸	10	23 ¹⁶	39
Скачкообразное	1 ³³	2	0 ³³	1	2 ¹⁶	4
скакачки	-	-	0 ⁰⁵	-	1 ⁰⁰	2
подскоки	1 ³³	2	0 ²⁸	1	1 ¹⁶	2
Отсутствие поступательного движения	51 ²⁵	86	36 ⁰⁸	64	10 ⁴⁴	18
лежит на дне	48 ¹⁵	80	32 ²⁵	54	0	-
висит в толще	0 ³⁹	1	0 ⁵⁵	1	10 ³⁰	18
падение	2 ³¹	5	1 ⁰⁶	2	0 ¹⁴	-
"толтание"	0	-	3 ⁴²	7	0	-

Таблица 7

Сравнение некоторых параметров, характеризующих двигательную активность *Euchaeta marina* через 2 ч после вылова из моря и по истечении суток пребывания в лаборатории

Параметр	Через 2 ч после вылова		После суточного пребывания в лаборатории	
	1 л	12 л	1 л	12 л
Общее время, расходуемое на поступательное движение, мин, с	21 ⁵²	49 ¹⁶	13 ³⁰	18 ³⁸
Продолжительность одной остановки, мин, с	0 ⁴⁴	0	0 ⁵⁴	0 ⁴⁶
Количество скакачков	10	62	3	14
Время, расходуемое на скачкообразное движение, мин, с	0 ⁵	1 ⁰⁰	0	0 ¹²

Обсуждение и выводы. Приведенные данные свидетельствуют о том, что обнаруженная на примере двух черноморских видов зависимость двигательной активности планктонов от объема аквариума /1/ наблюдается и у средиземноморских планктоных животных. У *Thalia democratica*, *Euphausiidae*, *Bucheta marina* и *Pleuromamma gracilis* достаточно четко изменяется характер двигательного поведения в сосудах разного объема; с увеличением объема от 0,1 до 12 л повышается время, затрачиваемое животным на активное поступательное движение за 1 ч, средняя скорость перемещения, продолжительность и результативность скачкообразного движения, изменяется характер и общее время отдыха, в большинстве случаев сокращается продолжительность одной остановки и удлиняется время поступательного движения от одной остановки до другой. У *Thalia democratica* с увеличением объема аквариума до 12 л общая двигательная активность повышается в четыре раза, у прочих видов - в два - семь раз.

Характер двигательного поведения, как и следовало ожидать, у представителей разных систематических групп в значительной степени различен. В аквариуме ёмкостью 12 л у сальп самым характерным состоянием было равномерное поступательное движение во всех направлениях в толще воды, у евфаузиид - чередование поступательного движения, толчания у стенок и в углах аквариума и отдыха на дне (это создавало впечатление суетливого движения животного, стремящегося найти выход). Остракоды двигались только при помощи круговых движений в толще, чередующихся с достаточно продолжительными остановками на дне. Сравнивая активность животных этих трех групп по времени, расходуемому на поступательное движение, можно убедиться, что существенные различия заметны лишь в самом большом по объему аквариуме. В самом малом из них двигательная активность всех трех видов примерно одинакова. Очевидно, больший объем и пространство давали возможность сальпам и евфаузиидам в большей степени проявить свойственную им в естественных условиях активность (рис.4).

Аналогичное сравнение проведено для трех видов копепод (*Bucheta marina*, *Pleuromamma gracilis* и *Pontella mediterranea*) на основании данных, приведенных в статье, помещенной в этом же сборнике /2/. В аквариуме ёмкостью 12 л наибольшая двигательная активность наблюдалась у *Pleuromamma* и *Bucheta*, наименьшая - у *Pontella* (рис.5). Возможно, что различное влияние объема на движение копепод в данном случае связано с разной их экологией:

совершающие значительные перемещения по вертикали в естественных условиях (Pleurobranchia и Buccostra) в большей степени реагируют на увеличение объема воды в аквариуме, чем типично поверхностный вид (Pontella).

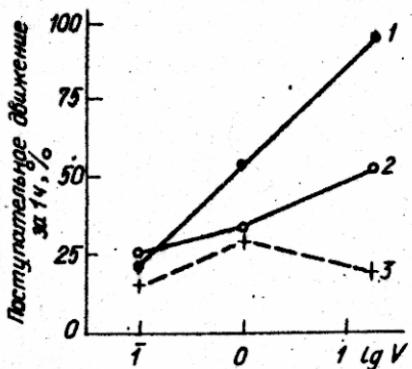


Рис.4. Время, расходуемое в течение 1 ч на поступательное движение у *Thalia democratica* (1), *Euphausiidae* (2) и *Conchoecetes* sp. (3) в сосудах разного объема.

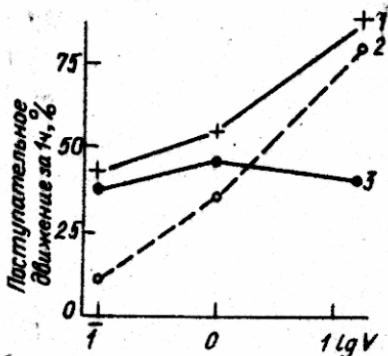


Рис.5. Расход времени на поступательное движение за 1 ч в сосудах разного объема у *Pleurobranchia gracilis* (1), *Buccostra marine* (2) и *Pontella mediterranea* (3).

Из сказанного выше можно заключить:

- 1) увеличение воды в аквариуме в пределах 0,1-12 л по-разному влияет на различные виды планктонных животных – в одних случаях двигательная активность увеличивается от объема к объему (в 2-7 раз), в других – это можно наблюдать лишь при увеличении объема до 1,0 л, а дальнейшее повышение объема не изменяет двигательной активности; в некоторых же случаях (*Pontella*) активность существенно не меняется при увеличении объема в указанных пределах;
- 2) разная степень зависимости скорее всего может быть отражением различной двигательной активности животных в естественных условиях;

3) уменьшение объема воды в аквариуме до 0,1 л может в одинаковой степени ограничивать двигательную активность разных планктонных животных, нивелируя таким образом имеющиеся на самом деле (в больших объемах и, вероятно, в природе) различия в характере и интенсивности их двигательной активности.

Литература

1. Павлова Е.В., Царева Л.В. Влияние размера сосуда на двигательную активность *Calanus helgolandicus* Claus и *Pleurobrachia thiodopsis* Ohnln. - Биология моря, К., 1976, вып.37, с.61-68.
2. Царева Л.В., Павлова Е.В. Изменение и потребление кислорода *Fontella mediterranea* Claus из Эгейского моря. См. настоящий сборник, с. 84-97.

УДК 591.173

Е.В. Павлова, Л.В. Царева

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДА И НАЛИЧИЯ ПИЩИ

НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ *CALANUS HELGOLANDICUS* (CLAUS)

Для определения двигательной активности черноморского *Calanus helgolandicus* после продолжительного голодания были проведены визуальные наблюдения за поведением рачка и киносъемка скорости его движения. Взрослые самки по 1 экз. помещались в плексиглазовую емкость 1 л сосуды кубической формы, наполненные предварительно морской водой, фильтрованной через двойной мембранный фильтр № 6. Наблюдения и киносъемка проведены одновременно.

Во время наблюдений непрерывно в течение 1 ч регистрировалась по секундомеру все состояния животного. При наличии поступательного движения выделено три параметра: равномерное движение, скачки в толще воды и мелкие скачкообразные движения с последующим падением на расстояние, равное длине предыдущего скачка ("подскоки"). При отсутствии видимого активного поступательного движения регистрировались: 1) время пребывания на дне сосуда, когда рачок подергивает абдоменом и активно двигает антеннами, 2) длительность небольших по расстоянию перемещений вверх - вниз у дна или стенок сосуда ("толчание"), 3) продолжительность свободного падения под действием силы тяжести. За основные показатели двигательной активности приняты время, расходуемое рачком на поступательное движение за 1 ч, и скорость при этом виде движения.

Наблюдения объединены в три группы. В первой группе (три варианта) изучалось движение голодных рачков (после 15- и 22-суточного голодания) и только что выловленных из моря, которые счи-