

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О.КОВАЛЕВСКОГО

№ 2579-886

Ден. 10.04.86

УДК : 595.34:591.3

С.А.Серегин

ИЗМЕНЕНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ У НЕКОТОРЫХ
ВИДОВ МОРСКИХ КОПЕЛОД В ОНТОГЕНЕЗЕ.

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 2179 + 216

Севастополь, 1986

Исследовали изменения в онтогенезе двигательной активности 2-х видов копепод: эпипелагического слабомигрирующего *Acartia clausi* Giesbr. и выраженного мигранта *Euchaeta marina* Prestandrea . У второго вида изучено также изменение двигательной активности при воздействии различной температуры. В процессе развития у *Acartia clausi* наблюдается снижение частоты "гребковых движений" и увеличивается степень разнонаправленности "скачков" - основного элемента движения этого вида. Частотная характеристика "скачков" у разновозрастных особей существенно не различается. У *Euchaeta* наблюдается тенденция увеличения частотных характеристик движения в онтогенезе. Выявлены также различия в реакции копеподитов и взрослых особей на изменение температуры среды. Характер изменений двигательной активности у исследованных видов анализируется в связи с характерными чертами их экологии.

Изменение характеристик двигательной активности животных может служить одним из механизмов неравномерного распределения их в градиентных условиях среды [3]. Ранее было показано, что агрегированность особей различных возрастных стадий *Acartia clausi* и *Oithona minuta* , определенная по нормированной дисперсии численности в пространстве, увеличивается в онтогенезе и наиболее высока у взрослых самок обоих видов [9]. Предметом настоящей работы явилось определение различных характеристик локомоторной активности разновозрастных стадий копепод *Acartia clausi* Giesbrecht и *Euchaeta marina* Prestandrea . Цель исследования состояла в выявлении тех параметров движения, которые могли бы определять наблюдавшиеся различия в степени агрегированности особей в поверхностном слое моря.

Материал и методика. Черноморский зоопланктон для лабораторных экспериментов собирали малой сетью ДЖЕДИ, оборудованной

мельничным газом № 49, в устье Севастопольской бухты. Собранных раков сортировали по размерам и рассаживали в аквариумы емкостью 3-5 литров с нефильтрованной морской водой, где они содержались в течение нескольких часов до экспериментов. Осмотр животных, поступающих в опыт, измерение длины тела и определение стадии развития производили под бинокулярным микроскопом МБС-2.

Опыты с *Euchaeta* проведены в судовой лаборатории во время 15-го рейса НИС "Профессор Водяницкий" в Средиземное море. Сбор планктона проводили малой и большой сетями ЖДЕДИ и ДЖОМ при тотальных ловах в слое 100-0 м. Условия содержания сходны с описанными выше.

Определение длины скачков проводили также под микроскопом, помещая по одному животному в плоскодонную стеклянную чашку объемом 100-150 мл, наполненную свежей фильтрованной морской водой. Отсчет вели по окуляр-микрометру при одно- или двукратном увеличении объектива. На каждом животном производили не менее 100 измерений. В опыте использовали по 3 животных каждой возрастной группы. По результатам измерений рассчитывали полигоны частот длин скачков.

Частотно-временные характеристики двигательной активности получали, анализируя этограммы - непрерывные записи последовательных двигательных актов отдельных особей. Для этого использовали заспиртовку на магнитофон всей совокупности актов поведения. Длительность наблюдения составляла 5-10 минут. Опыты проводили в 5 и более повторностях в стеклянных стаканах на 0,5 л или аквариумах на 1 л - с *Acartia* и в терmostатируемых аквариумах емкостью 1,5 л - с *Euchaeta*.

Направленность скачков определяли при движении отдельных животных в сторону источника света в плексиглассовом лотке длиной 60 см и шириной 10 см. Использовали магнитозапись последователь-

ности скачков с указанием их направления в горизонтальной плоскости по 4-м векторам: "Вперед", "Назад", "Влево", "Вправо". Регистрируя время прохождения фиксированного расстояния, рассчитывали скорость движения раков. Для сравнения скорость движения получали также расчетным путем, используя пространственные и частотно-временные характеристики двигательной активности животных.

Опыты с акарцией проводили при температуре 18-20° С; а с эухетой - при 3-х константных температурах: 15, 20, 25° С.

Результаты и обсуждение. На рис. I и 2 представлены графики характеризующие изменение отдельных компонентов двигательной активности копеподитов и взрослых самок *Euchaeta marina* в разных температурных условиях. Прежде всего обращает на себя внимание, что реакция на изменение температуры менее зрелых особей отличается от реакции старших копеподитных стадий и полово-зрелых особей. У первых максимум частоты скачков и скольжений наблюдается при 20° С, для вторых характерно последовательное увеличение двигательной активности в диапазоне температур 15-25° С. Графическое изображение зависимости длительности скольжений от температуры имеет зеркально-подобный характер описанной для частоты скольжений. Различия между реакциями разновозрастных стадий на температуру среды могут быть обусловлены различиями в предпочтаемых температурах, что связано с глубиной обитания. Это подтверждается данными Л.И.Сажиной /устное сообщение/ о поверхностном распределении младших возрастных стадий *E. marina*. Изменение различных поведенческих и физиологических особенностей животных в процессе развития - явление закономерное. Хорошо известно наблюдающееся в онтогенезе гидробионтов изменение направления фототаксиса [II, 2, 17, 21], реакции на растворенные в воде метаболиты [8], "репертуара" и содержа-

ния поведенческих актов [7], пищевой активности [14]. Имеется много данных об изменении в процессе развития амплитуды миграций и вертикального распределения планктонных ракообразных [12, 1, 13, 15, 13].

Следующей особенностью является то, что статистически значимые различия в уровнях двигательной активности особей различного возраста проявляются при высокой температуре / в рамках рассматриваемого диапазона/. Аналогичные данные приводят [20] при сравнении двигательной активности двух видов гаммарусов в разных экспериментальных условиях. При пониженной температуре в наших опытах различия становятся недостоверными, хотя направленность онтогенетических изменений частотных и временных характеристик двигательной активности остается прежней: повышение ее уровня в онтогенезе. Проявление различий при высоких температурах связано с общим ускоряющим влиянием повышенных температур на протекание химико-биологических процессов. Ограничение общей подвижности особей *Euchaeta* при понижении температуры снижает и возможность выявления онтогенетических различий. Общее направление изменений в процессе развития, полученное в наших экспериментах, совпадает с данными Пионтковского [7], которым было показано, что характерной чертой онтогенетических изменений локомоторной активности *Euchaeta marina* является увеличение общей доли движения и, соответственно, уменьшение пассивной фазы. Наличие пищи приводило лишь к изменению уровня средних значений продолжительности активной фазы, не влияя на общее направление изменений.

Более подробное изучение характеристик двигательной активности было проведено на представителе черноморского зоопланктона, *Acartia clausi*. Для полноты описания движения регистри-

ровали пространственные его параметры / средняя длина "скачки", направленность "скачков"/, временные / средняя длительность паузы/ и частотные /частота "скачков" и пауз, доля "гребковых движений"/. Обобщенным показателем движения можно считать его скорость.

В табл. I представлены характеристики двигательной активности самок, самцов и 2-х разновозрастных групп копеподитов *A. clausi*. Данные свидетельствуют о том, что не все параметры движения претерпевают в процессе развития закономерные изменения. Так, для акарции не обнаружено значимых различий в частотах "скачков" между разновозрастными особями. Такое расхождение результатов между двумя видами, *Euchaeta* и *Acartia*, вероятно связано с различной экологией этих копепод. *Euchaeta* - активный мигрант. Основным видом движения при вертикальных перемещениях является именно скачкообразное движение. Увеличение частотных характеристик двигательной активности в процессе развития можно связать с увеличением амплитуды вертикальных миграций у старших копеподитных стадий и взрослых самцов и самок. *Acartia clausi* - эпипелагический вид. Суточные вертикальные миграции у него незначительны по амплитуде [6, 19], нет значительной разницы в глубине обитания взрослых особей и копеподитных стадий. Вероятно, с этим связано отсутствие значимых различий в частоте "скачков" у разновозрастных представителей этого вида. С возрастом у *Acartia* вместе с увеличением размеров тела происходит и увеличение средней длины скачка /рис.3/. Связь этих величин является линейной и описывается уравнением линейной регрессии:

$$y = 0,46 + 3,44 x,$$

где y - длина скачка /мм/, x - длина тела от переднего края

цефалоторакса до разветвления фуркальных щетинок /мм/.

В изменениях характеристик локомоторики *Acartia* можно выделить также такие, которые не связаны непосредственно с увеличением размеров тела. Так, у ранних копеподитных стадий вдвое выше доля "гребковых движений" по сравнению с более взрослыми особями. Возможно, что повышенный спонтанный уровень этого типа движения, являющегося основным элементом реакций избегания, является адаптивной реакцией, направленной на лучшее выживание младших стадий, которые наиболее подвержены прессу хищников-планктофагов [5].

Представляет интерес изменение в онтогенезе пространственной организации движения. На рис. 4 представлены диаграммы /"розы ветров"/ направленности "скачков" различных возрастных групп *A. clausi* при фототаксисе. При общей тенденции уменьшения доли движения в основном направлении /т.е. "на свет"/ значимые различия наблюдаются в парах: самки-самцы и самки-copepodites I-II стадий /уровни значимости различий, соответственно 0,001 и 0,05/. По аналогии с "петляющим" поведением /Looping Behavior/ пресноводного *Mesocyclops edax* [22] "разнонаправленность" двигательных актов *Acartia clausi* может служить одним из механизмов "задерживания" особей в " пятнах" пищевых объектов или скоплениях своего вида. Тогда, большая величина этого показателя у самок дает им и большие потенциальные возможности образовывать агрегации. Этому способствует и более высокая скорость движения, определяющая возможность противостоять микромасштабным диффузионным процессам водной среды, стремящимся "размыть" агрегации.

Таким образом, анализ онтогенетических изменений в организациях двигательной активности копепод позволяет предположить,

что наблюдающиеся различия в степени агрегации различных возрастных стадий связаны с локомоторными особенностями особей. В них могут находить отражение и особенности экологии разных видов копепод или разновозрастных стадий одного вида.

- Выводы. 1. Показано, что направленность изменений частотно-временных характеристик двигательной активности *Euchaeta marina* под воздействием температурного фактора различается для особей разного возраста. Снижение активности движения, наблюдавшееся у менее зрелых особей при более высокой температуре содержания, мы связываем с условиями их обитания в более прогретых поверхностных водах и с малой амплитудой вертикальных миграций.
2. Характер изменений параметров двигательной активности эпипелагической *Acartia clausi* также связан с условиями обитания вида. Отсутствие значимых различий в частотах "скачков"-основного элемента активного перемещения в пространстве - у разновозрастных особей обусловлено, вероятно, отсутствием у данного вида вертикальных миграций значительной амплитуды.
3. У младших копеподитных стадий *A. clausi* наблюдается повышенный спонтанный уровень "гребковых движений" /"больших скачков" по старой терминологии/ - основного элемента реакций избегания хищников.
4. В онтогенезе наблюдается также изменение пространственных /векторных/ характеристик движения: увеличивается степень разнонаправленности движения в направлении копеподиты - взрослые самки. Такой характер изменения движения наряду с большой его скоростью определяет вероятно, и большую агрегированность половозрелых особей в поверхностном слое моря.

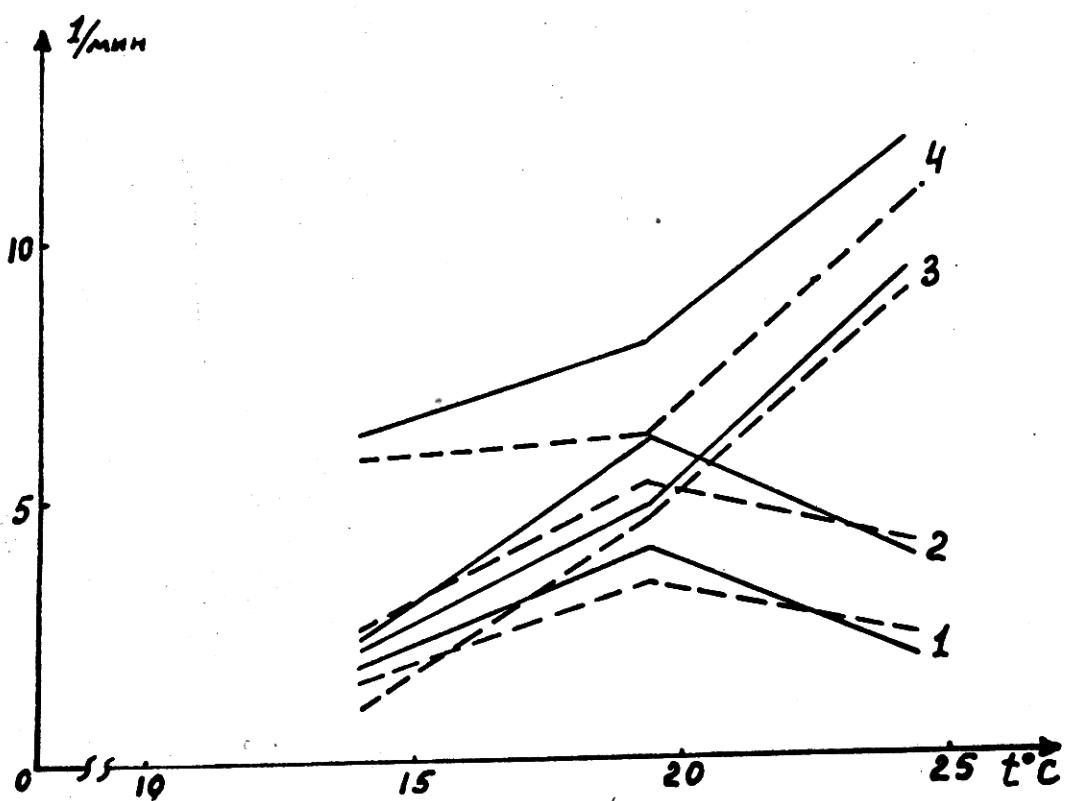


Рис. I. Средняя частота "скачка" и "скольжения" у *Euchaeta marina* Prestr. при разной температуре.

Сплошная линия - частота "скачка",

пунктирная - частота "скольжения";

1- III копеподиты, 2- II копеподиты, 3- I копеподиты,

4- взрослые самки. Ось абсцисс - температура / $^{\circ}\text{C}$ /, ось ординат - частота двигательных актов / мин^{-1} /.

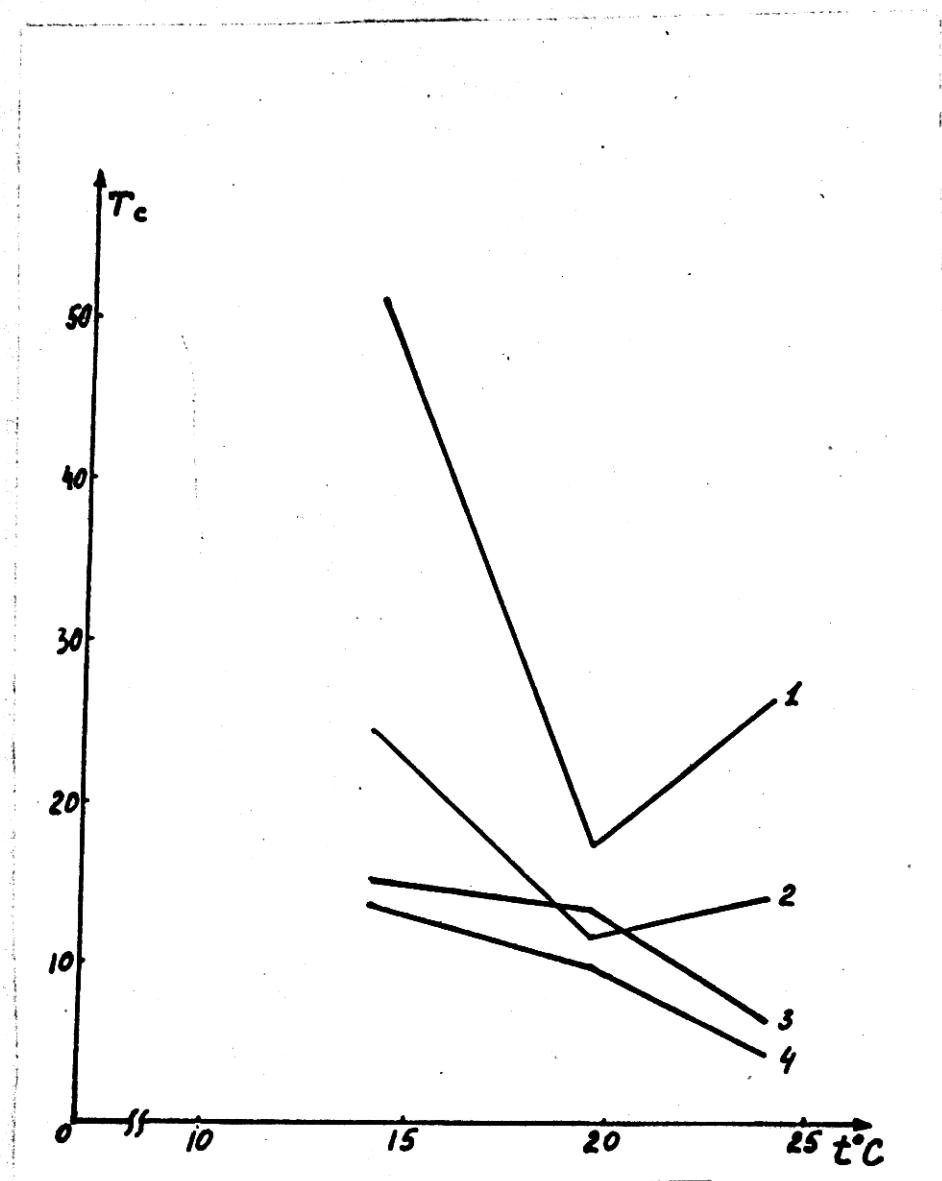


Рис. 2. Средняя длительность "скольжения" у онтогенетических стадий *E. marina* при разной температуре.
Ось ординат - время / секунды/, остальные обозначения - как на рис. I.

Таблица I.

Характеристики двигательной активности *Acartia clausi* /copepodite stages/.

ПОЛ. стадия	Средний размер осо- бей, мм	Общая частота скаккооб- разных дви- жений, мин ^I	Доля "гребковых" движений, %	Средняя длина "скакков", мм	Средняя длина "гребковых" движений, мм	Средняя длительно- сть пауз, с	Средняя результативная ско- рость движения, см/мин рассчитанная измеренная
самки	$1,00 \pm 0,16$ (48)*	$30,5 \pm 8,1$ (29)	$8,9 \pm 11,5$	$3,0 \pm 0,47$ (300)	$12,0 \pm 1,5$ (60)	$3,0 \pm 0,9$ (530)	$7,2 \pm 2,4$ (16)
самцы	$0,84 \pm 0,12$ (47)	$25,0 \pm 12,1$ (22)	$9,2 \pm 10,3$	$2,6 \pm 0,02$ (300)	$12,1 \pm 1,5$ (60)	$4,1 \pm 1,9$ (529)	$6,2 \pm 1,5$ (16)
copepodi- ты 4-3	$0,71 \pm 0,07$ (20)	$25,2 \pm 6,9$ (18)	$9,2 \pm 10,6$	$2,16 \pm 0,26$ (300)	$7,2 \pm 2,5$ (60)	$4,3 \pm 1,2$ (563)	$4,3 \pm 2,2$ (6)
copepodit ы 2-I	$0,48 \pm 0,04$ (23)	$25,0 \pm 6,7$ (15)	$20,5 \pm 18,9$	$1,45 \pm 0,09$ (300)	$5,6 \pm 1,8$ (120)	$3,2 \pm 1,3$ (325)	$4,6 \pm 3,3$ (16)

* -количество измерений.

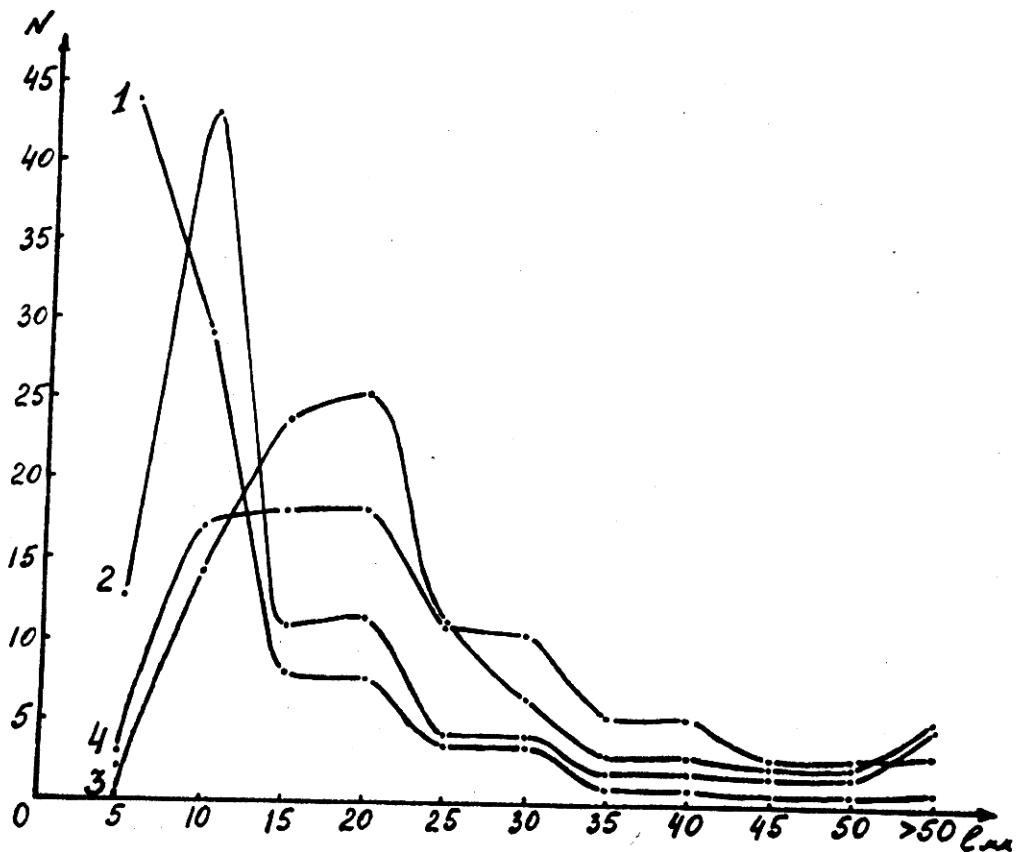


Рис. 3. Полигон частот длин "гребковых движений" *Acartia clausi* Giesbr. . I - I-II копеподиты, 2 - III-IV копеподиты, 3 - самки, 4- самцы. Ось абсцисс- длина "гребковых движений" /мм/, ось ординат- число "гребковых движений".

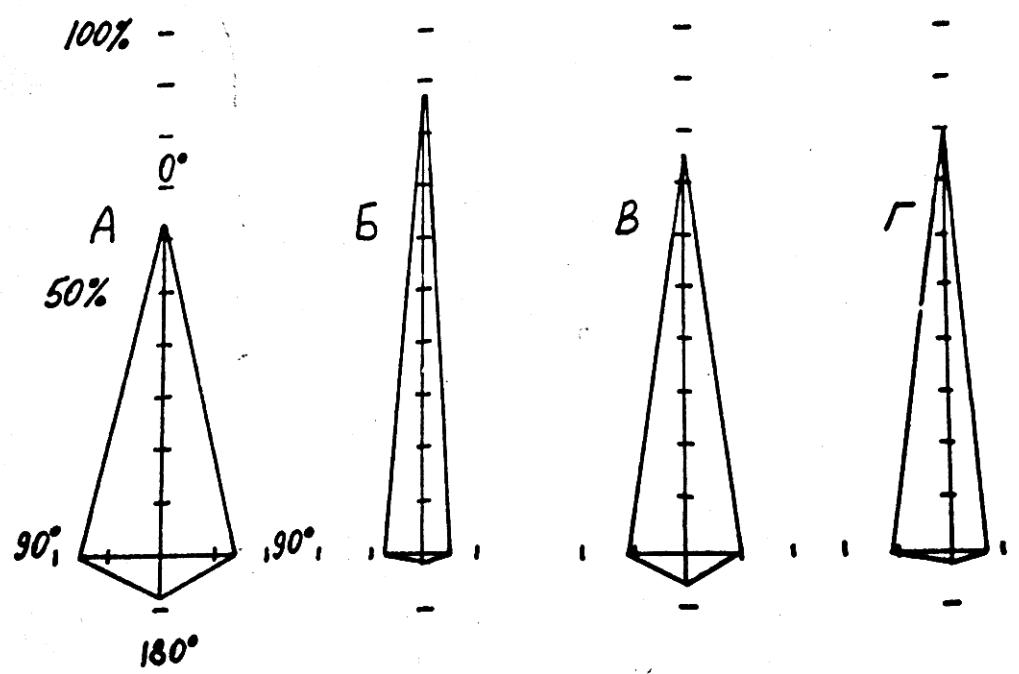


Рис. 4. Направленность "скачков" /в %/ у *A. clausi*. В онтогенезе /фототаксис; горизонтальная плоскость/.
0° - основное направление; 90° и 180° - отклонения от него. А - самки, Б - самцы, В - III-IV копеподиты, Г - I-II копеподиты.

Литература

1. Африкова С.Г. О суточных вертикальных миграциях черноморского *Pseudocalanus elongatus* (Boeck). - Биология моря, Киев:, 1976, вып.37, с.68-76.
2. Дорошенко Ю.В., Шаштокас И.А. Поведение молоди широкопалого рака *Astacus astacus* в фотоградиент-приборе. - В кн.: Всесоюзная научная конференция по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели, Одесса, 22-25 ноября, М.:, 1977, с.33-34.
3. Ивлев В.С. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента. - Зоолог. журнал, 1960, т.39, вып.4, с. 494-499.
4. Круглов В.С. Термопреферендум и его роль в экологии головастиков остромордой лягушки. - В кн.: Экологические аспекты поведения животных, Свердловск:, 1980, с. 31-35.
5. Кусморская А.П. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами. - Тр. ВНИРО, М.:, 1954, т.28, с.203-216.
6. Петипа Т.С., Сажина Л.И., Делало Е.П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море. - Тр. СБС, Киев:, 1963, т.16, с.119-137.
7. Пионтковский С.А. Онтогенетические изменения в поведении *Euchaeta marina* Prest. andrea. . - Биология моря, Киев:, 1979, вып.51, с.37-42.
8. Празукин А.В. Влияние прижизненных выделений черноморских макрофитов на поведение *Rissoa splendida* Eichw. (Mollusca). - В кн.: III Всесоюзный симп. по поведению водных беспозвоночных. Тезисы докл., Борок:, 1978, с.36-37.
9. Серегин С.А., Коршенко А.Н., Пионтковский С.А. Характеристики микрораспределения *Acartia clausi* и *Oithona minuta* и их изменения в онтогенезе. - Экология моря, Киев:, в печати.

10. Черных С.И., Панасюк Т.Д. Распределение *Daphnia magna* в условиях температурного, кислородного и светового градиентов.-
Зоолог. журнал, 1964, т.43, вып. II, с. 1515-1516.
11. Шкорбатов Г.Л. Избираемая температура и фототаксис личинок сигов.-
Зоолог. журнал, 1966, т.14, вып. IO, с. 1515.
12. Шмелева А.А., Заика В.Е. Вертикальное распределение копеподитных стадий веслоногих раков Адриатического моря.- Океанология, 1973, т.13, №5, с.872-876.
13. Ferrari F. Ontogenetic changes in vertical distribution and two dimorphism, sex and asymmetry of *Pleuromamma xiphias* copepodids. In: Program and abstracts of 2 International conference on copepoda, Ottawa, Canada, 13-17 August 1984, p.42.
14. Harris R.P., Paffenhofer G.A. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Muller.- J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1976, N56, p.675-690.
15. Huntley M., Brooks E.R. Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Eucalanus pacificus*.- Mar. Biol., 1982, v.71, N 1, p. 23-31.
16. Kwain Wen-Hwa. Effects of age and overhead illumination on temperatures preferred by underyearling rainbow trout, *salmo gairdneri*, in a vertical temperature gradient.- G. Fish. Res. Board Can., 1978 v.35, N 11, p. 1430-1433.
17. Lang W.H., Forward R.B., Miller D.C. Behavioral responses of *Balanus improvisus* nauplii to light intensity and spectrum.- Biol. Bull., 1979, v.157, N 1, p. 166-181.
18. Longhurst A.R. Significance of spatial variability.- In: Analysis of Marine ecosystems, Acad. Press. London, 1981, p.415-442.
19. Petran A., Onciu T. Observations concernant les migrations nycthemerales d' *acartia clausi* de la cote roumaine (Mer Noire).-Rapp. et proc.-verb. reun. Commis. int explor. sci. mer Mediterr. Monaco 1981, v.27, N 7, p. 187-188.

20. Roux Ch. L activite locomotrice de Gammarus pulex (L.) et Gammarus fossarum Koch (Amphipodes) dans differentes conditions experimentales.- Pol. arch. Hygrobiol., 1982, v.29, N 2, p. 319-329.
21. Thorne M.J., D.R. Fielder, J.G. Greenwood Larval Behaviour of Macrobryachium novaehollandiae (De Man) (Decapoda, Palaemonidae).- Austral. Mar. Fresh. Res., 1979, v.30, N 1, p.11-23.
22. Williamson C.E. The predatory behavior of Mesocyclops edax: Prey preferences, prey defences and starvation-induced changes.- Limnol. Oceanogr., 1980, v.25, N 5, p.903-909.

Печатается в соответствии с решением
Редакционно-издательского Совета Ин-
ститута биологии южных морей АН УССР
от 17 января 1986 г.

ать 28.03.86:

Цена 2 руб. 55 коп. Зак. 32792

Производственно-издательский комбинат ВНИТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

М. 21792