

ПРОВ 2010

ПРОВ. 1980

ПРОВ 98

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

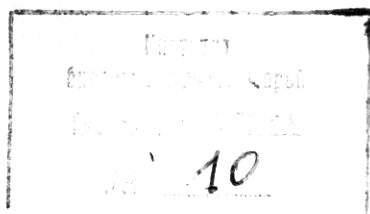
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ
И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ВЕЩЕСТВА
И ЭНЕРГИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ



24. *Schroder R.* Echaorich Tierung bei Michodiptomus Laciniatu. S — Naturwissenschaften, 1960, 47, S. 548—549.
25. *Wilson D. S.* Food Size Selection Among Copepods.— Ecology, 1973, 54, N 4, p. 909—915.
26. *Wolbarsht M. L.* Electrical Characteristic of Insect of Mechanoreceptors.— J. Gen. Physiol., 1960, 44, p. 105—122.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
11.IV 1976 г.

УДК 591.13

С. А. Пионтковский

О ПРИМЕНИМОСТИ НЕКОТОРЫХ КОНЦЕПЦИЙ КЛАССИЧЕСКОЙ ЭТОЛОГИИ В ИЗУЧЕНИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Сложный и противоречивый путь становления наиболее объективных направлений в изучении поведения животных привел, наконец, к удачному синтезу основных теоретических концепций. Это было сделано в значительной мере работами Лоренца [12], Тинбергена [16], Кортланда [8], Хайнда [7] и др. Почвой для «кристаллизации» основных концепций этологии послужило исследование преимущественно поведения позвоночных животных.

Водные беспозвоночные представляют собой слабо изученное звено. Дело в том, что особенности среды обитания и различный уровень их организации существенно ограничивают возможность экстраполяции каких-либо закономерностей поведения в пределах этих форм. Тем не менее первые два симпозиума по поведению водных беспозвоночных, состоявшиеся в 1972 и 1975 гг. в Институте биологии внутренних вод АН СССР, заметно улучшили положение дел.

Одним из частных и достаточно выделившихся направлений этологии водных беспозвоночных можно считать изучение пищевого поведения, под которым следует понимать систему взаимосвязанных поведенческих актов, обнаруживаемых в процессе питания. Такая система поведенческих актов характеризует комплекс пищевого поведения. Отсюда следует, что и методологическим подходом в изучении комплексов пищевого поведения водных беспозвоночных должен быть системный подход. В классической этологии давно используются принципы последнего, хотя сам термин не фигурирует. Хайнд, например, пишет [5, с. 24], что «единый сложный «поток поведения» необходимо описать и разбить на элементы, поддающиеся изучению».

В терминах этологии пищевое поведение представляет собой поиск и, в конечном итоге, нахождение специфических для вида «ключевых раздражителей», которыми в данном случае являются адекватные пищевые объекты. Подобное разделение пищевого поведения на два основных этапа соответствует концепции Крейга о дифференциации всего стереотипа на «аппетентное», или «поисковое» поведение, и «завершающий», или «заклывательный», акт.

Как все поисковое поведение в целом, так и отдельные элементы его весьма вариабельны и определяются характером внешних воздействий и в целом представляют (по Лоренцу) «сцепление инстинктов и тренинга». Конечной фазой является завершающий акт, который характеризуется фиксированной последовательностью и стереотипностью составляющих его элементов. Именно завершающий акт представляет собой, как правило, инстинктивные движения, обычно лишенные каких-либо приобретенных элементов. Являясь, таким образом, видоспецифическими наследст-

венными координациями, они могут быть использованы для сравнительно-этологических аналогий [5].

Попытка экстраполировать описанные принципы на изучение пищевого поведения некоторых морских копепод сделана в ряде работ [1—3]. Оказалось, например, что у веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. такие элементы поискового поведения, как скачок при поиске, скольжение, продолжительность активного поиска жертвы и продолжительность периода покоя существенно зависят от внешних воздействий, в частности, от динамики концентрации пищи и времени суток (рис. 1). Время же поедания

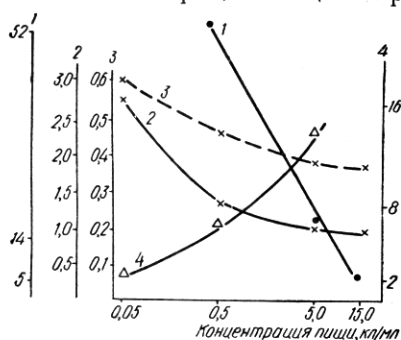


Рис. 1. Динамика элементов поискового поведения веслоногого рачка *Acartia clausi* в зависимости от концентрации пищи:

1 — продолжительность времени активного поиска жертвы, мин; 2 — длина скачка при поиске, мм; 3 — длина скольжения при поиске, мм; 4 — продолжительность паузы при активном поиске (в секундах) за 1 мин наблюдений.

пойманной жертвы, первоначально выбранное нами в качестве характеристики завершающего акта, было достаточно стабильным при изменении всех контролируемых факторов и среднеквадратическое отклонение этого параметра не превышало 20%. Однако исследование элементов пищевого поведения гидры, составляющих по аналогии завершающий акт, не обнаруживает ожидаемого постоянства [4]. Так, среднее время заглатывания одного циклопа при двухдневном голодании составляло 2,5—3 мин., а при трехдневном увеличивалось до 4—5 мин. Причина подобной динамики объясняется авторами как изменение уровня пищевой возбудимости. Недавние эксперименты [1] с планктонным хищником *Euchaeta marina* Prestandrea также подтверждают, что при питании крупноразмерным животным кормом

время поедания существенно варьирует и зависит от концентрации пищи.

Приведенные результаты заставляют искать более основательные критерии, позволяющие отнести какой-либо элемент поведения к завершающему акту. Можно предположить, что завершающий акт в данном случае следует характеризовать не столько количественными параметрами, сколько качественным описанием строгой последовательности и характера составляющих его элементов.

Одним из аспектов исследования системы «хищник — жертва» на поведенческом уровне в рамках классической этологии является решение вопроса о закономерностях реагирования хищника на комплекс «ключевых» раздражителей. Расшифровка смысла последних состоит в их функциональной специфике: каждому комплексу ключевых раздражителей соответствует «врожденный разрешающий механизм» [8, 9, 15], который в случае адекватности ключевому раздражителю растормаживает центры определенных инстинктивных движений, наблюдаемых в виде тех или иных координаций.

Количественные закономерности воздействия ключевых раздражителей на параметры поискового поведения исследованы нами при увеличении плотности (т. е. концентрации) раздражителей и при сохранении их видового разнообразия. Оказалось, что при увеличении плотности раздражителей (культура перидиниевой водоросли *Gyrodinium fissum*) количественно изменяются не только отдельные параметры appetentной фазы, но и вся схема реагирования в целом (рис. 1). По-видимому, в данном случае характер воздействия ключевых раздражителей всеобъемлющ, он распространяется одновременно на все элементы комплекса поискового поведения.

При наблюдении за пищевым поведением некоторых копепод нами

было отмечено, что при отсутствии ключевых раздражителей и достаточной стабильности воздействующих факторов рачки совершают через некоторые промежутки времени «холостые захватывающие движения» ротовыми конечностями, вполне идентичные тем, которые наблюдаются при реальном захвате и поедании жертвы. Инстинктивные стереотипные движения, совершаемые при отсутствии каких-либо раздражителей, были

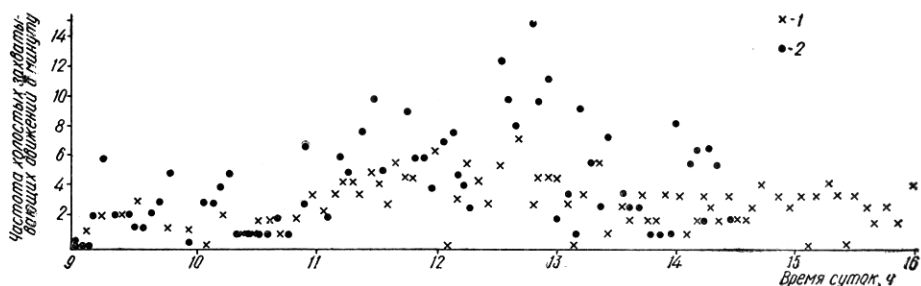


Рис. 2. Частота холостых захватывающих движений *Acartia clausi* при отсутствии пищи:

1 — первый день содержания; 2 — второй день содержания.

описаны Лоренцем для позвоночных как «движения вхолостую» [10, 12]. Интерпретации этого феномена уделялось и уделяется много внимания, хотя полемика по этому вопросу не привела к формированию единых взглядов. Одни этологи настаивают на существовании «чистых холостых движений», не зависящих от внешних воздействий [6, 13], по мнению же других, характер их «...по-видимому, не зависит от внешних раздражителей, хотя вызываются они, в первую очередь, именно этими раздражителями» [5, с. 28].

Как же выглядит концепция холостых захватывающих движений применительно к пищевому поведению морских копеподов? Как уже отмечалось ранее, частота холостых захва-

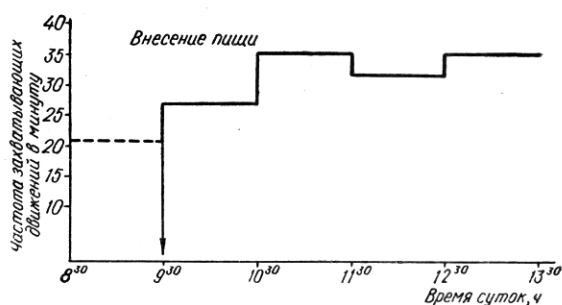


Рис. 3. Динамика средней частоты захватывающих движений *Acartia clausi* до и после внесения пищи (концентрация 5 кл/мл).

тывающих движений, производимых ротовыми конечностями рачка, при отсутствии внешних раздражителей сравнительно низка (рис. 2). При внесении в экспериментальные сосуды культуры водорослей определенной концентрации, после первых же удачных захватов клеток водорослей, наблюдается резкий скачкообразный переход захватывающих движений на более высокий частотный уровень (рис. 3). Кроме того, непосредственно после поимки и поедания жертвы частота резко увеличивается, а через определенное время вновь падает примерно до первоначальных значений (рис. 4). В целом же при увеличении концентрации жертв прослеживается четкая тенденция возрастания частоты захватывающих движений (рис. 5). Эти результаты склоняют к предположению об органическом сочетании эндогенной ритмики с внешнестимулирующими воздействиями, а доминирование того или иного компонента определяется конкретными условиями и функциональным состоянием животного в данный момент.

Первостепенной задачей этологического исследования является выделение основных характеристик всего этологического комплекса. Выде-

ление и исследование подобных элементов в пространственно-временном аспекте позволяет объединять их в конечном итоге в функциональные схемы — системы, позволяющие наглядно интерпретировать характер связи выделенных элементов, последовательность их в appetentной фазе и заключительном акте, структуру пищевого поведения в целом. Принцип систематизации основоположников этологии носил, в основном, качественный характер [11, 14, 17]. Если же выделение этологических харак-

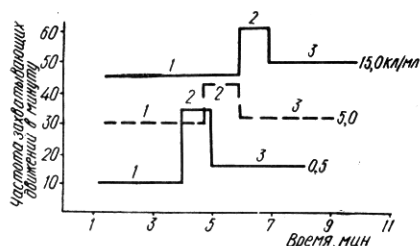


Рис. 4. Динамика холостых захватывающих движений *Acartia clausi* до поимки (1), в момент (2) и после поимки жертвы (3) при разных концентрациях пищи.

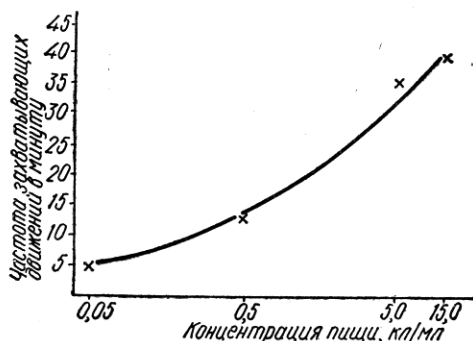


Рис. 5. Зависимость средней частоты захватывающих движений *Acartia clausi* от концентрации пищи.

теристик имеет перспективой сравнительно-эволюционные аналогии и объяснение различных эмпирических закономерностей, то желательным становится и количественный подход. Так, например, благодаря количественной оценке ряда параметров пищевого поведения некоторых копепоид, удалось выяснить, что возможной интерпретацией асимптотического роста кривых рациона является увеличение продолжительности паузы, соотношение числа поимок и промахов при лове пищевого объекта и др., а эффективность охоты хищника является функцией промахов и удачных бросков на жертву [3, 1].

В заключение хотелось бы отметить, что представленный здесь обзор не претендует на законченность, но изложенное рассуждение и примеры сделанных экстраполяций позволяют надеяться, что дефинитивные рамки большинства концепций классической этологии будут расширены и коснутся вопросов поведения водных беспозвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Петипа Т. С. О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами.— Биология моря, 1976, вып. 40, с. 00—00.
2. Пионтковский С. А. Количественные характеристики пищевого поведения *Acartia clausi* Giesbr.— В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 69.
3. Пионтковский С. А., Петипа Т. С. Количественное описание поведения веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. при питании водорослями.— Биология моря (Владивосток), 1976, № 1, с. 49—57.
4. Тушмалова Н. А., Смирнитский В. Н., Доронин Ю. К. Об условнорефлекторной деятельности у *Hydra attenuata*.— В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 89.
5. Хайнд Р. А. Поведение животных. М., «Мир», 1975. 855 с.
6. Eibl-Eibesfeldt J. Das Verhalten der Nagetiere.— Handb. Zool., 1958, 8, S. 10—12.
7. Hinde R. A. Animal Behaviour a Synthesis of Ethology and Comparative Psychology. I. New York, 1972. 847 p.
8. Kortland A. An Attempt at Clarifying at some Controversial Notions in Animal Psychology and Ethology.— Arch. Neerl. Zool., 1959, 13, p. 50—84.
9. Lorenz K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.— J. f. Ornith., 1935, 83, S. 289—413.
10. Lorenz K. Über die Bildung des Instinktbegriffes.— Naturwissenschaften, 1937, 25, S. 289—300.

11. Lorenz K. The evolution of behaviour.— Sci. Amer., 1958, 199, p. 67—78.
12. Lorenz K. Play and Vacuum Activity in Animals.— In: Symposium L Instinct Dans le Comportement des Animaux et de l'homme. Masson—Paris, 1965, p. 633—645.
13. Schleidt W. M. Über die Spontaneität von Erbkoordinationen.— Z. Tierpsychol., 1964, 21, N 2, S. 235—256.
14. Tembrock G. Verhaltensforschung. Eine Einführung in die Tier Ethologie.— Veb. G. Fiesch. Verlag, 1964, N 3, S. 1—10.
15. Tinbergen N. The Study of Instinct. Oxford, Clarendon Press, 1951. 400 p.
16. Tinbergen N. Comparative Studies of the Behaviour of Gulls (Laridae).— A Progress Report Behaviour, 1959, 15, p. 1—70.
17. Tinbergen N. Some Recent Studies of the Evolution of Sexual Behaviour.— In: Beach. Ed. S. Schaffner and Macy Foundation. New York, 1965. 300 p.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
12.IV 1976 г.

УДК 582.188.12

Е. В. Павлова

О СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ИЗ ЧЕРНОМОРСКОГО ПЛАНКТОНА

Скорость движения может служить достаточно хорошим показателем физиологического состояния морских планктонных водорослей и дает возможность в некоторой мере судить о степени сбалансированности данного индивидуума с окружающими условиями [14, 15, 13, 3]. Как правило, величину скорости движения у простейших организмов получали либо расчетным путем на основании визуальных наблюдений пройденного клеткой пути за данный отрезок времени [7, 8, 5], либо на основании следа, оставляемого данным организмом на фотопластинке [17, 11, 13].

Цель настоящей работы — определить величины скорости движения морских планктонных водорослей методом киносъемки и оценить степень возможного влияния внешних условий на их активность. Киносъемка проведена через микроскоп киноаппаратом типа «Конвас» на 35-миллиметровую киноплёнку со скоростью 24 кадра/с. Одновременно был снят объект-микрометр, что позволило определить общее увеличение при съемке.

Материал и методика. Использованы три вида черноморских водорослей, относящихся к классу Dinoflagellata: *Glenodinium foliaceum* Steinv. со средним размером клетки 34 мкм. *Peridinium triquetrum* (Ehr.) Lob.— 29 мкм и *Euxyiaella cordata* Ostf.— 18 мкм. Культуры этих видов водорослей, выращенные от одной клетки, взятой из черноморского планктона Л. А. Ланской по ее методике [4], представляли собой монокультуры физиологически активных клеток. Одну каплю водорослей культуры разбавляли фильтрованной морской водой с таким расчетом, чтобы в 3—4 мл находилось или 5—10, или только одна клетка. Для проведения киносъемки указанный объем переносили на предметное стекло с лункой, которое помещали на столик микроскопа. Съемку проводили при температуре 23—24° С и освещении двумя электрическими лампами по 300 Вт, расположенными на расстоянии 40—50 см от предметного стекла. Освещенность менялась в пределах 2—6 тыс. лк. Путь, проходимый клетками при движении, наносили на лист бумаги через проекционный аппарат. В случае медленного перемещения путь отмечали точками через 29 кадров на 30-й; в случае быстрого и непрямолинейного (например, спиралевидного) движения — через 10 или 5 кадров. Определение пройденного клеткой пути проведено двумя способами: измерением ниткой и с помощью курвиметра. Расхождение результатов этих методов было незначительным; использованы средние из четырех измерений обоими методами. В общей сложности отмечено около 90 четких