

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



27
—
1987

Т. М. КОВАЛЕВА, Н. В. ШАДРИН

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ГОЛОДАНИЯ НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ И РАСХОД ЖИРА У PSEUDOCALANUS ELONGATUS ВОЕСК.

Еще В. С. Ивлев [1] писал о большой важности изучения экологических закономерностей голодания и слабой их изученности. В настоящее время наши знания об экологических закономерностях голодания у различных групп животных остаются все еще недостаточными.

Длительное голодание кроме значительного влияния на все процессы жизнедеятельности организма обладает также сильным модифицирующим действием, изменяя эффект различных экологических факторов. Следовательно, для прогнозирования планктонных сообществ крайне важно знать, как сказывается различное по продолжительности голодание на поведении, физиологии различных видов планктонных ракообразных.

Предпринятые нами исследования самок *Pseudocalanus elongatus* касались следующих вопросов: 1) изменение параметров двигательной активности в процессе 7-дневного голодания; 2) расход капельного жира на протяжении 12-дневного голодания.

Материал и методика. Рачков отлавливали сетью Джеди, оборудованной мельничным ситом № 23 в 10-мильной зоне у Севастополя. В лаборатории планктонных животных промывали профильтрованной морской водой и помещали по одной самке в 0,5-литровые сосуды с морской водой, освобожденной с помощью фильтра № 3 от взвеси. Через 1—2-е суток в экспериментальных сосудах воду обновляли. Температура воды в эксперименте составила 13—16 °С. В связи с тем что двигательная активность батипланктонных рачков увеличивается в темное время суток, наблюдения проводили в 20—23 ч. Однако в 1-е сутки поведение *P. elongatus* изучено и днем с 9 до 11 ч. В темное время суток освещение производили с помощью настольной лампы, которую затеняли. Освещенность составляла 0,5—1,0 лк. Для наблюдений за поведением рачков использовали бинокулярную лупу БЛ-2. Регистрировали следующие параметры поведения: число скольжений·мин⁻¹, число «скачков»·мин⁻¹, длительность пауз (с), длину скольжений и «скачков»¹ (мм), скорость перемещения рачка при скольжениях (мм/с). Указанные характеристики регистрировали в течение 20—30 мин непрерывного наблюдения. Временные параметры измеряли секундомером, длину скольжений и «скачков» — окулярмикрометром под микроскопом МБС-1 при 8-кратном увеличении. Определение длинных скольжений проводили следующим образом. Чашку с плоским дном, в которой находился рачок, накрывали стеклом размером 12×9 см, толщиной 1,5 мм и тонким чертежным пером тушью наносили траекторию пути, а затем переносили ее на чистый лист бумаги и измеряли.

С целью изучения изменений объема и массы жировых капель при голодании рачков по одному помещали в склянки с чистой морской водой. Ежедневно или раз в два дня рачков отлавливали, помещали

¹ По новой терминологии [8], «скачок» — это элементарный или сложный акт гребли.

в небольшую каплю воды и под микроскопом МБИ-3 при увеличении в 70 раз измеряли окулярмикрометром жировые капли. Каждую каплю жира приравнивали к определенной геометрической фигуре (шар, эллипсоид вращения, цилиндр) и по соответствующим уравнениям для этих форм находили их объем. Массу, выраженную в миллиграммах, определяли по вычисленному объему и удельному весу, равному 0,91 [14]. Массу планктонных животных находили по таблице весов для планктонных ракообразных [6].

Объем выполненной работы следующий: поведение в условиях голодания наблюдали в шести опытах на шести рачках; расход жира в теле рачков при голодании исследован в десяти опытах на десяти особях. Среднее значение каждого параметра находили по 30 и более измерениям. Всего выполнено 1470 измерений. Статистическая обработка материала проведена с помощью методов вариационной статистики [5].

Результаты. Основными способами движения у *P. elongatus* являются скольжения и «скачки». При перемещении рачков наблюдается их чередование. После совершения нескольких скольжений подряд имеет место один или несколько «скачков». В целом преобладают скольжения.

В начале голодания в наших опытах соотношение скольжений и «скачков» в светлое время суток составило 1,56 : 1, в темное — 1,7 : 1. В последующие периоды пребывания животного в чистой воде это соотношение постепенно увеличивалось и на 7-е сутки голодания достигло 2,41 : 1. В предлетальный период «скачки» исчезают совсем. И лишь в последние минуты жизни некоторые особи совершают несколько «скачков» небольшой протяженностью.

В среде, содержащей пищу (*Peridinium trochoideum*, 3,0 г/м³), при движении рачков соотношение скольжений и «скачков» в дневное время было равно 3,2—2,2 : 1, ночью — 1,7 : 1 [2]. При питании увеличение двигательной активности в вечернее время по сравнению с дневным более выражено, чем в среде без пищи. Именно в темное время суток по сравнению со светлым число скольжений и «скачков» у питающихся животных увеличивается в 1,9 и 3,5 раза, в чистой воде соответственно в 1,2 и 1,7 раза [2].

В 1-е сутки голодания днем рачки перемещаются с помощью больших по протяженности скольжений $4,0 \pm 0,75$ мм и «скачков» $3,56 \pm 0,74$ мм. Ночью длина коротких скольжений увеличивается до $8,73 \pm 1,22$ мм, соответственно возрастает и длина «скачков» до $4,38 \pm 0,65$ мм.

Скорость движения при скольжениях непостоянна. В светлое время в 1-е сутки наблюдений она составила в среднем $3,08 \pm 20,79$ мм/с, ночью — $7,58 \pm 2,72$ мм/с. Длина и скорость скольжений днем и ночью достоверно различаются при уровне значимости 0,05.

В темное время суток некоторые рачки часто передвигаются с помощью и больших по протяженности скольжений (382—500 мм). Траектория пути, как правило, дуго- или петлеобразная. По мере голодания путь при скольжениях становится все более прямолинейным. Постепенно уменьшается его длина, составляя на 7-е сутки 1,0—1,4 мм, скорость же скольжений 1,3—1,7 мм/с. В предлетальный период скорость перемещения рачка при скольжении всего 0,2—0,5 мм/с.

Скольжения и «скачки» перемежаются периодами покоя. Во время пауз рачки нередко зависают в толще воды неподвижно, подрабатывая ротовыми конечностями и абдоменом для поддержания тела в толще воды. Прекратив эти манипуляции, рачки погружаются со скоростью $1,08 \pm 0,33$ мм/с, или 6,48 см/ин.

В 1-е сутки голодания днем рачки находятся в нижней части сосуда на стороне, противоположной от света. Преобладает положение головой вниз. Вечером рачки двигаются вверх и часто зависают неподвижно под поверхностной пленкой. В среде с пищей этого зависания

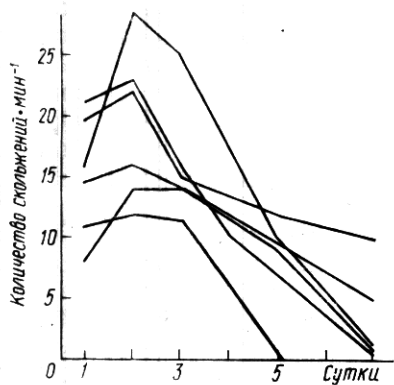


Рис. 1. Изменение количества скольжений у отдельных особей *P. elongatus* при голодании

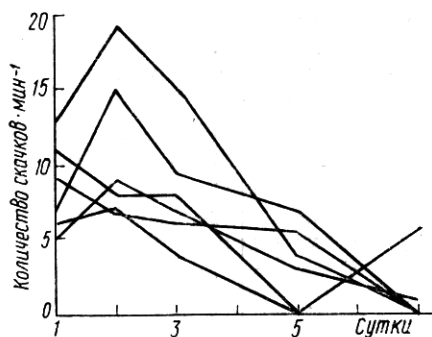


Рис. 2. Изменение количества «скачков» у отдельных особей *P. elongatus* при голодании

не обнаружено. По мере голодания уже на 2-е сутки днем некоторые особи поднимаются в верхнюю часть столба воды, но по-прежнему держатся менее освещенной стороны. Нарушение реакции на свет происходит с 3—5-х суток голодания, когда рачки беспорядочно передвигаются в сосуде независимо от степени освещения той или иной стороны. Количественные характеристики поведения *P. elongatus* при длительном содержании в чистой воде представлены на рис. 1—3. В 1-е сутки наблюдений рачки совершают в среднем $14,4 \pm 0,81$ скольжений и $9,2 \pm 0,7$ «скачков» в минуту (рис. 1, 2), увеличив их количество на 2-е сутки в среднем на 28%. А затем до 5-х суток включительно число их постепенно снижается в 1,2 раза, после чего за 2-е суток количество скольжений и скачков уменьшилось в 2,2 и 2,8 раза. На 7-е сутки голодания по сравнению с 1-ми сутками число скольжений и скачков уменьшается соответственно в 3,8 и 6 раз. Общее уменьшение двигательных актов сопровождается увеличением длительности пауз (рис. 3). В 1-е сутки наблюдений продолжительность паузы в среднем $2,09 \pm 0,2$ с. К 5-м суткам наблюдений длительность паузы возросла в 2,7 раз, достигнув $5,7 \pm 0,7$ с. В этот период суточное возрастание продолжительности пауз было постоянным и составило в среднем 30% предыдущего дня. От 5-х к 7-м суткам происходит резкое увеличение длительности паузы в 10,8 раза, а от 1-х суток — в 30 раз. Оценивая изменение двигательной активности в процессе голодания в целом по трем параметрам (скольжения, «скачки», паузы), можно сделать вывод о том, что наиболее рез-

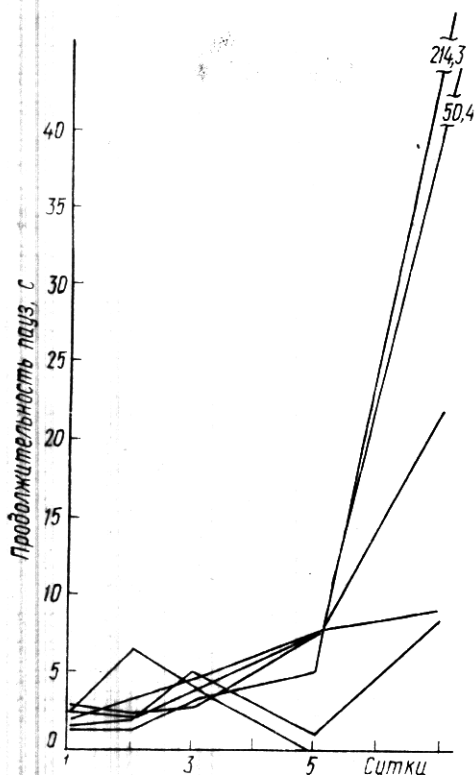


Рис. 3. Изменение продолжительности пауз у отдельных особей *P. elongatus* при голодании

кие изменения двигательной активности начинаются с 5-х суток голодания.

Длительное голодание сопровождается расходом биохимических субстратов, и в частности капельного жира (рис. 4). Перед голоданием масса жировой капли в расчете на одного рачка составляла в среднем $2,1 \times 10^{-4} \pm 0,4 \cdot 10^{-4}$ мг, или 0,44% сырой массы тела. Ниже приведено изменение массы жировой капли у *P. elongatus* при голодании:

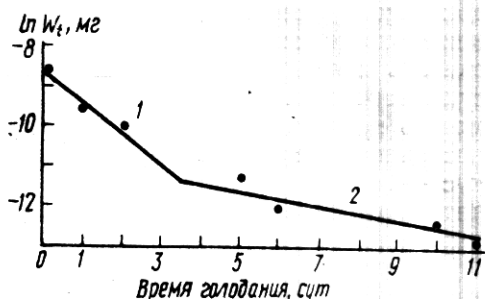


Рис. 4. Расход капельного жира у *P. elongatus* при голодании

Время голодания, сут.	Средняя масса жировой капли, $1 \cdot 10^{-4}$ мг
0	$2,06 \pm 0,40$
1	$0,78 \pm 0,23$
2	$0,45 \pm 0,18$
5	$0,13 \pm 0,06$
6	$0,06 \pm 0,05$
10	$0,04 \pm 0,03$
11	$0,03 \pm 0,02$

Как видно из рис. 4, точки, показывающие содержание жира в разные дни голодания, ложатся в полулогарифмических координатах на две пересекающиеся прямые (1) и (2), уравнения которых в численном виде будут иметь вид¹

$$\ln W_t^{(1)} = -8,5 - 0,833, \quad (1)$$

$$\ln W_t^{(2)} = -10,7 - 0,173, \quad (2)$$

где W — масса жировой капли через t суток голодания. От 1-х до 3—4-х суток голодания (точка перегиба) жир расходуется с одной удельной скоростью, равной 0,833, а в последующие сутки с другой: 0,173.

Используя уравнение, отражающее связь скорости обмена с массой тела у веслоногих ракообразных [10], и данные по потреблению кислорода при соответствующей температуре у *P. elongatus* [4], рассчитали, что за 1-е сутки голодания расход жира покрывает около 20% всех затрат на обмен. Переломный момент в интенсивности расходования жира приходится на 3—4-е сутки. С этого времени прекращается откладка яиц [2] и уменьшается активный обмен.

Обсуждение и выводы. Сопоставление полученных результатов с данными прежних исследований позволяет сделать ряд выводов, касающихся влияния голодания на копецод различных экологических групп. По нашим данным [2, 3], мигрирующий вид *P. elongatus* может переносить значительно более длительное голодание (до 22 сут), чем практически немигрирующая *Acartia clausi* (до 12 сут). Это прежде всего связано со способностью мигрантов создавать значительные запасы жира [2, 3, 7, 8 и др.], что позволяет им в первые сутки голодания не только почти не снижать двигательную активность, но и продолжать откладку яиц [2]. И если у *P. elongatus* расход жира может вносить значительную долю в покрытие затрат на обмен в течение нескольких суток, то у акарции уже в 1-е сутки расход жира не играет существенной роли в тратах на обмен. Учитывая эти и ряд других фактов, касающихся, например, пороговых концентраций (т. е. концентраций, при которых начинается потребление пищи), которые на поря-

¹ Авторы выражают благодарность Н. А. Островской за помощь и консультацию по математической обработке материала.

док выше у акарций, чем у псевдокалянусов [2], различий в продолжительности эмбрионального периода развития копепод [9], можно сделать вывод, что популяция этих видов имеет разные стратегии существования. Стратегия животных типа акарции, которую образно можно назвать «жизнь сегодняшним днем», выработалась в среде, где постоянно достаточно корма. Стратегия организмов типа псевдокалянус — «думая о завтрашнем дне», сформировалась в условиях со значительно более выраженной пространственно-временной изменчивостью питания.

Таким образом, исследование двигательной активности и расхода жира у *P. elongatus* в условиях голодания показало, что этот вид имеет приспособление к выживанию при длительном отсутствии пищи. Суть приспособления заключается в том, что большой запас жира в теле животного расходуется экономно за счет снижения двигательной активности рачков. Благодаря этому часть особей сравнительно долго переносит голодание, что с учетом пятнистого распределения фитопланктона и других кормовых объектов увеличивает вероятность попадания рачков в благоприятные кормовые условия с последующей нормализацией всех жизненных функций, в том числе размножения.

1. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. — М.: Наука, 1955. — 252 с.
2. Ковалева Т. М. Влияние биотических факторов на питание *Acartia clausi* Giesbr., *Pseudocalanus elongatus* Boeck. (Crustacea, Copepoda) в Черном море: Дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1983. — 164 с.
3. Ковалева Т. М., Шадрин Н. В. Влияние длительного голодания на копепод // Проблемы экологии Прибайкалья: Всесоюз. конф. (Иркутск, 19—22 окт. 1982 г.): Тез. докл. — Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1982. — С. 13—14.
4. Павлова Е. В. Поглощение кислорода некоторыми планктонными рачками Севастопольской бухты // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1961. — 14. — С. 70—92.
5. Парчевская Д. С. Статистика для радиозэкологов. — Киев: Наук. думка, 1967. — 114 с.
6. Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1957. — 9. — С. 39—57.
7. Петина Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* в Черном море // Физиология морских животных. — М.: Наука, 1966. — С. 60—81.
8. Петина Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. — Киев: Наук. думка, 1981. — 242 с.
9. Сажина Л. И. Развитие и размножение массовых видов Copepoda Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1973. — 23 с.
10. Сушеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 195 с.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено
26.07.85

T. M. KOVALEVA, N. V. SHADRIN

THE INFLUENCE OF PROLONGED FASTING ON THE MOTOR ACTIVITY AND FAT CONSUMPTION IN *PSEUDOCALANUS ELONGATUS* BOECK.

Summary

Studies of the fasting influence on certain processes of vital activity of *Pseudocalanus elongatus* Boeck. have revealed that motor activity of the planktonic animals considerably decreases by the 7th day of their maintenance without food. The number of slips and „jumps“ as compared with the first day of observations becomes 3.8 and 6.0 times lower and the duration of pauses gets 30 times higher. Drop fat in the process of fasting can be consumed during 11-12 days.