

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



ИНБЮМ

32

1989

- Euphausiacea, Decapoda): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1984. — 25 с.
8. Хворов С. А. Плавучесть и гидростатические адаптации планктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1985. — 26 с.
 9. Шмидт-Нильсен К. Физиология животных: Приспособления и среда. — М.: Мир, 1982. — Кн. 2. — 384 с.
 10. Badawi H. K. On the chemical composition of the red crab *Portunus pelagicus* // Mar. Biol. — 1971. — 11, N 3. — P. 198—200.
 11. Daniel A., Chakrapany S. Observations on the deep sea portunid crab *Charybdis* (*Goniohellenus*) *edwardsi* Leene and Buitendijk 1949 in the northern Arabian Sea in January—February 1974 and off the Madras coast during January to March 1976 to 1979 // Rec. Zool. Surv. Indian. — 1984. — 81, N 1/2. — P. 101—108.
 12. Davenport J. Buoyancy in *Porcellana platycheles* // Mar. Biol. — 1972. — 17, N 4. — P. 308—310.
 13. Losse G. F. Notes on the portunid crab *Charybdis edwardsi* Leene and Buitendijk, 1949, from Western Indian Ocean // Journ. Natur. Hist. — 1969. — 3, N 3. — P. 145—152.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 30.10.87

S. A. KHVOROV

BUOYANCY AND HYDROSTATIC ADAPTATIONS OF CRABS OF THE FAMILY PORTUNIDAE (DECAPODA)

Summary

It is established that weakening of ecologic connection with a substrate in the series *Carcinus-Mactopipus-Portunus-Charybdis* is accompanied by heightening of buoyancy. But as a whole buoyancy of Portunidae is sharply negative which is due to the considerably thick shells and high content of calcites in them. That is why formation of efficient locomotor system and improvement of body hydrodynamics should be considered the main direction of Portunidae ecomorphogenesis.

УДК 591.148.1:577.472(26)

П. В. ЕВСТИГНЕЕВ

О РАЗДРАЖИМОСТИ НЕКОТОРЫХ ПЛАНКТОННЫХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТОВ

Существование планктонных организмов проходит на фоне многочисленных взаимодействий со средой через посредство тех или иных внешних стимулов, основное место среди которых занимают механические или тактильные. Соотношение уровня организации планктера, его характерных поведенческих характеристик и реакции на различные внешние стимулы позволяют полнее представить место данного вида в структуре межорганизменных связей каждого конкретного биоценоза. Особый интерес представляет выяснение соподчиненности в спектре различных внешних раздражителей, вызывающих качественно разные реакции организма, например двигательные и биолюминесцентные. Методика количественной оценки раздражимости изолированных тканей хорошо известна [5, 6, 7]. Имеется ряд работ, характеризующих параметры раздражения, запускающего биолюминесцентную реакцию, выполненных, как на препаратах [9], так и на интактных формах [1, 2, 4]. Однако, как отмечалось [7], сопоставление получаемых характеристик крайне затруднительно из-за различий в методических подходах, особенностях вводимых электродов, их взаимном удалении друг от друга, физиологического состояния экспериментального материала и др.

Данная работа посвящена исследованию и сравнительной оценке характерных черт раздражимости у ряда планктонных организмов, достаточно отдаленных в систематическом отношении. При этом проана-

Параметры раздражимости и фактор крутизны n , установленные для биолюминесцентных и двигательных реакций организмов планктона (реобазы, мА/мм², хронаксия, мс, « n » в безразм. ед.)

Вид	Двигательная реакция			Биолюминесцентная реакция		
	Реобазы	Хронаксия	n	Реобазы	Хронаксия	n
<i>Noctiluca miliaris</i> *	—	—	—	1,1	0,3	0,33
<i>Eudoxoides spiralis</i>	0,15	0,75	—	—	—	—
<i>Tomopteris elegans</i>	0,15	1,00	—	0,8	6,5	0,42
<i>Lucicutia flavicornis</i>	0,36	0,66	0,61	0,5	0,84	1,45
<i>Conchaecia haddoni</i>	0,11	0,8	0,6	1,5	0,85	0,86
<i>Euphausia eximia</i>	0,05	0,053	1,15	3,0	—	—
<i>Scina borealis</i>	0,14	0,65	0,67	1,2	0,9	—
<i>Larva Cephalopoda</i>	0,1	0,5	—	—	—	—
<i>Sagitta</i> sp.	0,2	0,75	0,61	—	—	—

* — данные по [1].

лизирована раздражимость двух систем — двигательной и биолюминесцентной.

Материал и методики. Материалом исследования послужили планктонные организмы массовых форм Атлантического океана и Средиземного моря, относящиеся к разным отрядам и типам беспозвоночных животных (таблица). Для сравнения использованы данные Э. П. Битюкова о раздражимости черноморской перидинеи *Noctiluca miliaris*, полученные в сходных с нашими условиях [1]. Обычно используемая методика регистрации параметров раздражимости в физиологических исследованиях связана с оценкой механического эффекта в виде сокращения мышц или возникновения бегущей волны возбуждения в ответ на пороговую величину внешнего стимула [7]. В наших экспериментах в качестве раздражителя использовали легко дозируемый электрический ток. Организм помещали в специальную электрохимическую ячейку [1, 3, 4], снабженную хлор-серебряными электродами. Подавая на них импульсы различной длительности и плотности тока под биноклярным микроскопом и при умеренном освещении оценивали появление порога раздражения по возникновению синхронного с подаваемыми импульсами тока движения конечностей — атеннул, плеопод. Количественную оценку возбудимости биолюминесцентных структур проводили по возникновении светоизлучения с помощью установки, описанной ранее [1].

Эксперименты с планктонными организмами начинали через 1 ч после взятия ловов, которые осуществлялись сетью Джеди с глубин 150—200 м при скорости подъема сети около 0,4 м·с⁻¹. После лова пойманные организмы отстаивались в эксикаторах в течение 20—30 мин в темном месте, затем их пересаживали в бюксы с фильтрованной водой, где они находились до начала экспериментов.

Эксперименты проводили в период 97-го рейса нис «Академик Ковалевский» и 34-го рейса нис «Академик Вернадский» в Средиземное море и тропическую Атлантику.

Результаты и обсуждения. В таблице приведены данные об основных параметрах раздражимости двигательных и биолюминесцентных структур для ряда планктонных организмов. Первое, что можно выделить в качестве закономерности — превышение пороговых величин раздражения (минимального гальванического порога, или реобазы) биолюминесцентных структур. Иными словами, реакцию экскреции светового субстрата или запуска фотофоров вызывают стимулы, превышающие некоторую пороговую величину, однако при этом всегда осуществляется двигательная реакция. В то же время возникновение движения может не вызывать светоизлучения, пока стимул не достигнет упомянутого порога запуска биолюминесценции. Из данных таблицы

следует, что степень различия в порогах, вызывающих двигательные реакции и светоизлучение, возрастает с повышением уровня организации. Для низкоорганизованных форм такое различие не превышает 2—4 раз, в то время как, например, у амфипод, эуфаузиид пороговая реакция биолюминесценции запускается существенно большей силой раздражителя (таблица). Причиной такого различия может быть наличие у более высокоорганизованных биолюминесцентных организмов эндогенной мотивации, или центрального нервного контроля за функцией светоизлучения. Вероятно, неадекватность электрического тока естественным запускающим биолюминесценцию раздражителями *in situ*, в частности, у высших раков определяет большой уровень необходимого раздражения, несмотря на общий принцип возникновения возбуждения в проводящем волокне через генерацию мембранного потенциала [8].

Из таблицы следует, что существуют определенные различия в величинах реобазы и хронаксии между представителями разных биологических таксонов. Как уже отмечалось [4], низкие значения порога раздражения и хронаксии свидетельствуют о более высокой организации животного либо о большей лабильности исследуемой системы [5, 7]. Так, для двигательных реакций реобазы минимальна у высших раков и максимальна у копепоид. Величины хронаксии также минимальны у эуфаузиид и максимальны у полихет. Аналогичная тенденция, по данным светоизлучения, прослеживается с трудом. Относительно высокий уровень реобазы имеется у динофлагеллят, однако максимален он у эуфаузииды, возможно, ввиду указанных выше причин.

Минимальная величина гальванического порога, вызывающего светоизлучение, отмечена у копепоид. Для *Pleuromamma pisces* нами зарегистрированы еще более низкие значения — до $0,22 \text{ мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ [2]. Сближение минимальных порогов, вызывающих раздражение двигательных и биолюминесцентных структур у веслоногих раков, по нашему мнению, свидетельствует о достаточной примитивности механизма экскреции светового субстрата у данной группы. Несмотря на то что специальных мышечных элементов, вызывающих выдавливание гранул фермента и субстрата в окружающее пространство у копепоид не обнаружено [10], это действие, видимо, может инициироваться, например, при более сильном сокращении, в особенности абдоминальных мышц, что, в принципе, и возможно при увеличении силы раздражения либо посредством возрастания давления внутриполостной жидкости при изгибе тела.

В целом зависимость порога биологической реакции от параметров внешних стимулов представлена гиперболой (рис. 1). Как видно из рисунка, правая часть обоих графиков идет параллельно оси абсцисс, отстоя от нее на величину реобазы, а левые части асимптотически приближаются к оси ординат. Однако степень такого приближения в случае разных реакций не одинакова. Если прологарифмировать данные зависимости для обоих видов реакций, то наклон полученных прямых, определяемых тангенсом угла при абсциссе, будет различным. Именно отношение катетов, отсекаемых на оси ординат и на оси абсцисс, даст величину крутизны исходной параболы. На рис. 2 представлены логарифмированные данные реакций светоизлучения и движения для разных видов планктона. Следует отметить, что приведенные кривые от-

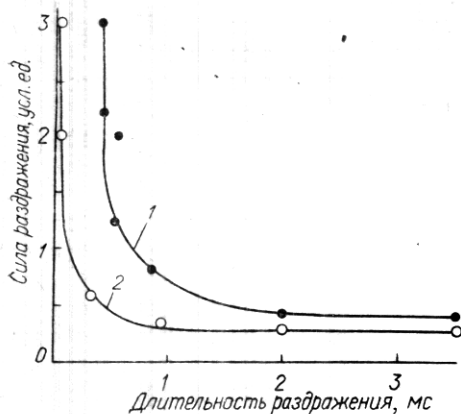


Рис. 1. Зависимость пороговой силы раздражения от его длительности для биолюминесцентной (1) и двигательной реакции (2) *Heterorhabdus papilliger*

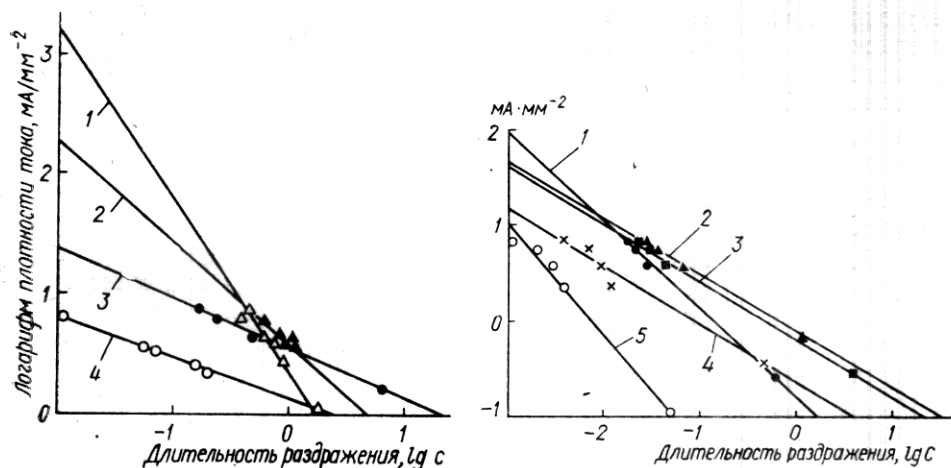


Рис. 2 Логарифмированные кривые сила — длительность для биолюминесцентных реакций планктонных организмов.

А: 1 — *L. flavicornis*, 2 — *C. haddoni*, 3 — *T. elegans*, 4 — *N. miliaris*; Б: 1 — *S. borealis*, 2 — *C. haddoni*, 3 — *L. flavicornis*, 4 — *Sagitta* sp., 5 — *E. eximia*

носятся лишь к «восходящим» участкам кривых «сила — длительность», т. е. к тем отрезкам временного действия внешних стимулов, где время влияет на возникновение пороговой реакции [7]. Из рис. 1, 2 видно, что в среднем наклон прямых, полученных по реакции биолюминесценции, более резкий. Степень наклона, или «фактор крутизны», приводится для разных видов планктона в таблице. Сравнение их показывает, что «крутизна» всегда выше для биолюминесцентных реакций. По данным [7], фактор крутизны n наиболее высок у быстрореагирующих, эволюционно более зрелых тканей или организмов. Характер кривых на рис. 2 свидетельствует о большей чувствительности мышечной мускулатуры, контролирующей двигательные процессы, к длительности стимулов в области их коротких значений, чем структур, ответственных за биолюминесценцию. Действительно, физиологический смысл этих различий в том, что в области коротких интервалов действия тока, например уменьшение длительности его воздействия в 5 раз, требуется увеличение силы тока также в 5 раз

(при этом «крутизна» будет соответствовать единице), а если необходимо изменение силы в 2,5 раза, то степень крутизны будет соответствовать 0,5. В нашем случае каждое изменение длительности стимула в n раз требует увеличения тока приблизительно в 1,45 раз (для *Heterorhabdus*) и т. д.

Видимо, следует признать на шкале воздействующих на организм сил и длительностей их приложения наличие менее и более адекватных участков. Так, в пределах последних, т. е. наиболее физиологически адекватных интервалах параболы «сила — длительность» существуют наиболее значимые отличия с другими подобными параболой, характеризующими разные таксономические группы. Проиллюстрируем это примером. Попробуем рассчитать возбудимость структур, опре-

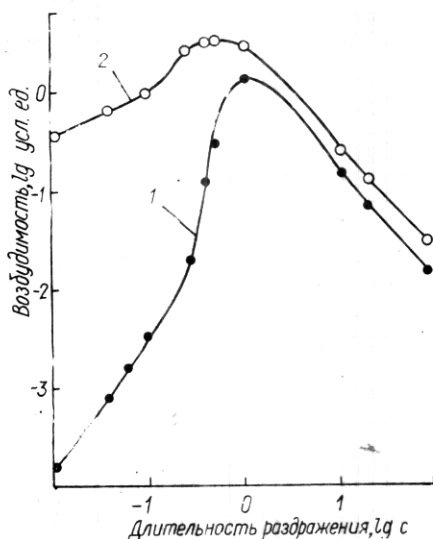


Рис. 3. Логарифмированная кривая возбудимости, вычисленная для зависимостей сила — длительность биолюминесцентных (1) и двигательных (2) реакций *Heterorhabdus papilliger*.

деляющих двигательные реакции и реакции светоизлучения по формуле, предложенной Д. Н. Насоновым [6], исходя из постулата, что истинная возбудимость должна определяться величиной, обратной пороговой энергии (рис. 3):

$$B = \frac{1}{t^2 i},$$

где B — возбудимость, усл. ед.; t — время действия; i — пороговая сила. Рис. 3 показывает, что возбудимость биолюминесцентных структур имеет более узкий временной участок, на котором она максимальна, чем это имеет место в возбудимости двигательных структур. Если для биолюминесценции более адекватно время воздействия стимула порядка единиц миллисекунд, то двигательную систему одинаково эффективно запускают стимулы и более короткого времени действия. Так, на основе достаточно жесткой корреляционной связи между длительностью стимулирующего раздражения и продолжительностью вспышки ($r=0.83$) установлено, что время взаимодействия копепод с раздражителем около 3—5 мс, что совпадает с тем наиболее адекватным отрезком времени, который характеризует наибольшую возбудимость биолюминесцентных структур [3].

Выводы. Характеристики раздражимости планктонных организмов разных систематических групп различаются: как правило, они ниже у высокоорганизованных форм.

Реобаза и степень крутизны кривой сила — длительность всегда выше для систем, обеспечивающих биолюминесценцию, вне зависимости от систематического ранга биолюминесцента, однако степень отличия возрастает с усложнением организма.

На временной шкале пороговых величин раздражения, вызывающего биолюминесцентную реакцию, можно выделить физиологически более адекватный участок, где возбудимость максимальна.

1. Битюков Э. П. Люминесценция *Noctiluca miliaris* и характеристики ее раздражимости // Журн. эволюц. биохимии и физиол. — 1966. — 2, № 5. — С. 452—456.
2. Евстигнеев П. В. Биолюминесценция *Pleuromamma Piseki* при электрической стимуляции // Экология моря. — 1983. — Вып. 14. — С. 50—56.
3. Евстигнеев П. В. Светоизлучение морских копепод при различных видах раздражения // Там же. — 1986. — Вып. 22. — С. 74—79.
4. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П. О раздражимости пелагических биолюминесцентных различных филогенетических уровней // Вопр. эволюц. физиол.: 8-е совещ. по эволюц. физиологии. — Л., 1982. — С. 113.
5. Латманисова Л. В. Очерк физиологии возбуждения. — М.: Высш. шк., 1972. — 272 с.
6. Насонов Д. Н. Роль энергии раздражающего тока при возникновении возбуждения в нервном волокне // Физиол. журн. СССР. — 1955. — 41, № 4. — С. 554—557.
7. Насонов Д. Н. Местная реакция цитоплазмы и распространяющееся возбуждение. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 435 с.
8. Ходжкин А. Нервный импульс. — М.: Мир, 1968. — 211 с.
9. Buck J., Case J. F. Control of flashing in fireflies. 1. The lantern as a neuroeffector organ // Biol. Bull. — 1961. — 121, N 2. — P. 234—256.
10. Clarke G. L., Conover R. J., David C. N., Nicol J. A. Comparative studies of luminescence in copepods and other marine animals // J. mar. biol. Ass. U. K. — 1962. — 42, N 3. — P. 541—564.

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

Получено 28.10.87

P. V. EVSTIGNEEV

IRRITABILITY OF SOME PLANKTON BIOLUMINESCENTS

Summary

Characteristics of irritability in a number of mass plankton organisms from the Mediterranean Sea and Atlantic Ocean are considered on the basis of recording their motor and bioluminescent responses. Differences in irritability parameters (rheobase,

chronaxia) are shown for organisms of different taxons. It is established that rheobase and a slope of hyperbola „force-duration“ is always higher for the systems ensuring light radiation. On the time scale of the threshold values of irritation inducing bioluminescent reaction one can distinguish a physiologically more adequate part, where irritability is maximum.

УДК 612.111.3:597

А. А. СОЛДАТОВ, А. М. СТАШКОВ
**ЭРИТРОПОЭТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
СЫВОРОТКИ КРОВИ РЫБ РАЗЛИЧНОЙ
ЕСТЕСТВЕННОЙ ПОДВИЖНОСТИ**

Изучение роли кислородотранспортных систем в обеспечении двигательной активности рыб представляет одну из актуальных задач современной экологической физиологии водных организмов [1, 4, 8]. Большое внимание уделяется красной крови, в частности эритропоэзу [2, 5]. Эритропоэтины являются основным гормональным фактором регуляции эритропоэза высших позвоночных [7]. Несмотря на обширную литературу, посвященную изучению эритропоэза, сведения об эритропоэтинах рыб ограничены. Известно только, что эритропоэтическая активность сыворотки крови рыб снижается при голодании и усиливается при кровопотерях [9, 10]. Слабая изученность данного вопроса связана с отсутствием соответствующих методических разработок.

Цель настоящей работы — разработать методику оценки эритропоэтической активности сыворотки крови и сравнить значения данного показателя у рыб различной естественной подвижности.

Материал и методика. При разработке методики оценки эритропоэтической активности сыворотки крови рыб в качестве тест-объекта использовали особей бычка-ратана (*Gobius ratan*). Сравнительные исследования выполнены на трех донных — бычке-кругляке (*Neogobius melanostomus*), бычке-мартовике (*Gobius batrachocephalus*), камбалеглоссе (*Platichthys flesus luscus*) и трех пелагических видах рыб — кефали-сингиле (*Liza aurata*), черноморской ставриде (*Trachurus mediterraneus ponticus*) и азовской хамсе (*Engraulis encrasicolus maoticus*). В работе использовали взрослых особей. Рыбу содержали в аквариумах при температуре воды 15°C. Плотность посадки составляла 60—100 л на одну особь.

Интенсивность эритропоэза оценивали по процентному содержанию полихроматофильных нормобластов (ПН) на мазках крови и отпечатках селезенки, окрашиваемых по комбинированному методу Паппенгейма [2]. Объем выборки составил 500 форменных элементов на мазок, или отпечаток. Цифровой материал обработан статистически с использованием критерия Стьюдента [3].

Результаты и их обсуждение. Принцип предлагаемого метода — использовать голодающих особей бычка-ратана в качестве тест-объекта для выявления эритропоэтистимулирующих факторов у других видов рыб.

Вначале изучили влияние продолжительности голодания на активность кроветворной ткани бычка (табл. 1). Минимальная активность эритропоэза была отмечена на 15-е сутки голодания. Содержание полихроматофильных нормобластов в периферической крови и селезенке было достоверно ($P < 0,001$) на 86,7 и 79,5% соответственно ниже, чем у питающихся особей. В последующие 5 сут активность кроветворной ткани не претерпевала статистически значимых изменений.

С целью изучения реакции кроветворной ткани голодающих особей бычка-ратана на введение эритропоэтинактивной сыворотки была разработана методика ее получения. Для этого использовали частично обескровленных особей. Обескровливание производили пункцией жа-