

- Севастоп. биол. станции, —1948. —6. —С. 39—172.
24. Тарасов Н. И. Свечение моря. — М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1956. —204 с.
25. Токарев Ю. Н. Действие гамма-облучения на биолюминесценцию *Noctiluca miliaris* // Радиобиология. —16, № 1. —С. 131—134.
26. Токарев Ю. Н. Изменение характеристик биолюминесценции черноморской ночесветки под воздействием гамма-облучения // Экология моря. — 1982. —Вып. 9. —С. 89—94.
27. Урденко В. А., Владимиров В. Л. Исследования биолюминесцентного поля в Черном море // Материалы Всесоюз. симп. по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. Севастополь, октябрь 1973. —Ч.2. — Киев : Наук. Думка, 1973. —С. 200—204.

Получено 29.01.93

E. P. BITYUKOV, V. I. VASILENKO,
I. M. SERIKOVA, Yu. N. TOKAREV

RESULTS AND PROSPECTS OF THE BIOLUMINESCENT INVESTIGATION AT THE BLACK SEA

Summary

The bioluminescent field of the Black Sea is formed by luminous dinophyte algae and is closely correlated with the structural indices of plankton distribution. The energetic and topographic characteristics of the bioluminescent field were determined using a profiling photometric device. The seasonal variability of the bioluminescent field had two maximums which were registered in May—June and October—November.

Vertical structure of the bioluminescent field was stratified throughout all seasons. Usually there are two layers of higher bioluminescence, the upper from them is placed in the isothermal layer between 6—15 m. The method of multiple profiling of bioluminescent field, with 3 min intervals, has been applied over the last years and has allowed the small scale structure of the plankton to be determined. The small—scale horizontal structure of the plankton community is observed in layered or cloudy—layered distributions and are under influence of internal waves at different periods.

УДК 591.524.12 591.1(262.5)

Е. В. ПАВЛОВА, Н. И. МИНКИНА

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДЫХАНИЯ И ЛОКОМОЦИИ У ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ ЧЕРНОГО МОРЯ В ИНБЮМ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 20 ЛЕТ

В результате двадцатилетних исследований разработана новая методология, применены оригинальные методики, измерены и сопоставлены уровни основного и общего энергетического обмена в лабораторных условиях, описаны способы движения, оценены скорости, гидродинамические характеристики и работа, совершаемая при плавании планктонными организмами. Анализ динамики величин дыхания позволил выявить характер адаптационных процессов под влиянием таких факторов как пространство, плотность посадки, наличие сероводорода и отдельных химических веществ. Переходные процессы дыхания носят неспецифический характер, что позволяет использовать их в качестве теста физиологического состояния гидробионтов до и после опыта. Предложены формулы нормирования величин энергетического обмена

© Е. В. Павлова, Н. И. Минкина, 1996

по параметрам массы. Разработан метод оценки суточных изменений интенсивности дыхания планктонных организмов. Намечены направления, требующие первоочередной разработки в связи с экологическими задачами при современном исследовании Черного моря.

Изучение функционирования морских экосистем и продукционных характеристик гидробионтов требует проведения детальных исследований процессов формирования, превращения и использования вещества и энергии как на популяционном, так и на организменном уровнях. Многолетние исследования энергетического обмена в ИнБЮМ охватывают ряд недостаточно изученных проблем по исследованию локомоции планктонных организмов, их дыхания и количественной оценки энергетических затрат при плавании.

Эколого—физиологические работы на Черном море, связанные с названными проблемами, проводились по нескольким направлениям.

1. Накопление данных о величинах дыхания массовых планктонных организмов [13, 16, 20, 21, 25, 26, 31, 39, 40].

2. Изучение характера и скоростей движения планктонтов при плавании в условиях ограниченной подвижности [14, 22, 23, 26, 27, 29, 32], в больших экспериментальных сосудах [8, 16, 17] и в природных условиях [18, 24].

3. Исследование вопросов, связанных с проблемой приспособления животных к среде и влиянием различных факторов на дыхание и локомоцию [3, 4, 5, 9, 10, 12, 15, 20, 30, 31, 35, 40].

Энергетические расходы на дыхание у планктонных животных ранее традиционно оценивались величинами уровня стандартного обмена, который соответствует энергетическим тратам в малоподвижном состоянии [1, 36]. Обычно эти данные представляют собой средние за время экспозиции величины дыхания у взрослых особей. Впоследствии было показано, что варьирование стандартного обмена, особенно у организмов с малой массой тела, достаточно велико. Процедура измерений стандартного обмена у планктонных животных строго не определена, результаты очень вариабельны и причины этого мало изучены с экологических позиций [16, 39]. Колебания величин стандартного обмена могут полностью нивелировать различия между основным и общим обменами при большой подвижности планктонтов. Это позволило сделать вывод о том, что величины стандартного обмена мало пригодны для проведения сравнительных экологических построений.

Величины дыхания характеризовались основным обменом (обмен покоя), активным (обмен при движении) и общим (сумма основного и активного обмена). Методики измерения и диапазон колебаний величин каждого из этих видов обмена различны. Обмен покоя оказалось возможным получить при наркотизации животных уретаном ($C_3H_7O_2$) [19]. Применяв эту методику было показано, что величины дыхания покоя у пяти видов черноморских планктонтов также имели значительный разброс [20]. Анализ кривых динамики дыхания обездвиженных зоопланктонтов тропических вод выявил необходимость устранения начальных эффектов, вызываемых наркотизацией, что позволило значительно уменьшить вариабельность результатов измерений основного обмена [10].

Сравнение по литературным данным уровней основного обмена у ракообразных, полученных независимо различными методиками, показало, что его величины практически одинаковы у копепод, изопод и креветок. Было также определено соотношение уровней основного и общего энергетического обмена [17]. Аналогичную работу предстоит выполнить и на черноморских видах зоопланктона. Активный обмен непосредственно связан с подвижностью животного. Поэтому основной фактор, влияющий на интенсивность общего обмена при постоянной температуре — скорость движения. Экспериментально определено, что наибольшую подвижность в лабораторных условиях, а значит и уровень дыхания, зоопланктонты — активные пловцы проявляют в респирометрах больших объемов, чем обычно используют при измерениях стандартного обмена [16, 40].

За последнее десятилетие определению скоростей движения планктонных организмов уделялось пристальное внимание [6, 8, 14, 23, 26, 27, 32, 42]. Применяв различные скорости и виды кино съемки, оценивалась скорость движения планктонтов при разных способах плавания, определялось временное соотношение активного движения и зависания. Это позволило оценить скорость движения планктонтов в переменном режиме плавания. Измерения показали, что разные виды планктонных животных, главным образом представители отряда *Copepoda*, двигаются со значительно более высокими скоростями, чем было принято считать ранее. Появление новых данных о мгновенных скоростях плавания копепод вызвало необходимость критического пересмотра различных методов расчета механической работы, совершаемой рачками при плавании [28]. Отметим работу В. Влимена [43], первым предложившего математическую модель для оценки гидродинамических характеристик и энергетики плавания копепод, регистрируемого кино съемкой. В. Влимен использовал кино съемку с частотой 24 кадра $\cdot$ с^{-1} , скорость которой оказалась недостаточной. Известны временные и частотные характеристики плавания копепод греблей: рачки совершают один локомоторный акт за 30—40 мс, т.е. с частотой в среднем несколько десятков Гц [27, 32, 42]. Нами были предложены математические критерии применимости модели В. Влимена в зависимости от скорости кино съемки и дан комплекс программ для ЭВМ, позволяющий рассчитать механическую энергию, расходуемую гидробионтами при плавании по реальным траекториям [7]. Появление современных видеокомпьютерных систем [41] делает возможным в перспективе использовать эту методику в экспедиционных условиях для оперативного получения объективной информации о двигательной активности организмов в опытах.

Определение потребления кислорода у прикрепленных к миниатюрным тензодатчикам копепод позволило впервые количественно оценить зависимость скорости дыхания от механической нагрузки в эксперименте. Нагрузка рассчитывалась как работа локомоторных органов по данным непрерывной регистрации усилий и скоростей движения конечностей рачков и соотношениям биомеханики плавания копепод [32, 33, 34]. По этим данным были рассчитаны величины КПД преобразования метаболической энергии в механическую при движении. Также было показано, что прикрепленные рачки не испытывали ни оптимальных, ни тем более максимальных нагрузок. Поэтому скорость потребления кислорода в этих условиях нельзя считать предельными значениями общего обмена в море [11].

Таким образом, в настоящее время не существует единой точки зрения относительно пределов изменения энергетического обмена у копепод. Первые же попытки измерить энергетический обмен "*in situ*" у мигрирующего *Calanus helgolandicus* по расходу биохимических субстратов тела рачков привели к парадоксальным результатам: превышению активного обмена над стандартным в несколько сот раз [26, 27, 28]. Возможности этого метода ограничиваются трудностью объективной регистрации двигательной активности рачков в море и отсутствием данных об эффективности превращения химической энергии субстратов в кинетическую энергию движения.

В море веслоногие рачки попадают в градиентные условия температуры, солености, давления, освещенности, содержания кислорода, сероводорода и т.п. Это может вызвать появление регуляторных переходных состояний энергетического обмена.

Установлено, что колебательный характер изменений физиологических функций при воздействии различных факторов является внешним проявлением акклимации животных [3, 37]. В лабораторных условиях могут появиться дополнительные факторы воздействия: ограничение пространства для движения, отсутствие протока воды, избыточная плотность посадки экспериментальных животных и т.п. Согласно представлениям о переходных процессах [2], начальное реагирование энергетического обмена имеет неспецифический характер. Таким образом, одним из малонизученных и актуальных вопросов

экологической физиологии является энергетический аспект переходных процессов в живых системах. Динамичность абиотических и биологических процессов должна приводить к своего рода пульсации основных процессов жизнедеятельности гидробионтов и, в частности, общего энергетического обмена как наиболее обобщенной характеристики состояния организма. Так, предварительные результаты измерений показали именно такой характер изменения дыхания у личинок полихет, копепод и взрослых гребневиков в условиях, имитирующих таковые в слое сосуществования кислорода и сероводорода в Черном море [9].

Исследования последних лет показали, что нельзя игнорировать влияние на уровень дыхания гидробионтов плотности посадки организмов в респирометры или, точнее, производной от нее величины — концентрации живой массы [12, 16, 30, 38, 40]. Показано, что у различных групп водных организмов интенсивность дыхания уменьшается с увеличением концентрации живой массы [30]. По-видимому, это является результатом как изменения поведенческого отклика, так и ингибирования процессов жизнедеятельности животных их же собственными метаболитами. В этой связи величина дыхания при постоянной температуре является функцией индивидуальной массы, времени суток и экспериментальной концентрации живой массы, характеризующей суммарный эффект взаимовлияния особей в эксперименте [12, 38, 40]. Нами были предложены формулы приведения данных, полученных при разной плотности посадки организмов в респирометры, к "нормированным" значениям интенсивности дыхания при выбранной постоянной величине концентрации живой массы. Такой подход позволил статистически выделить по данным непрерывной регистрации содержания кислорода в опытах суточные тренды энергетического обмена у черноморского гребневика — вселенца *Mnemiopsis leidyi* [12].

Достигнутый на современном этапе уровень знаний в области биоэнергетики и процессов адаптации гидробионтов позволяет подойти к более глубокому анализу стратегий и конкретных механизмов оптимизации энергетических затрат у планктонных животных в различных ситуациях — типичных, критических и компромиссных.

Подводя итоги исследований, можно отметить основные их результаты.

1. Разработана новая методология, применены оригинальные методики измерения разных уровней дыхания у планктонных организмов.

2. У массовых представителей *Protozoa*, *Ctenophora*, *Sagitta* и *Copepoda* в черноморском планктоне измерены и сопоставлены уровни основного и общего энергетического обмена в лабораторных условиях.

3. Используя объективные методы регистрации и разработанные методы анализа, оценены характер и способы движения, скорости и ускорения, гидродинамические характеристики, рассчитана совершаемая работа при плавании у массовых черноморских копепод в эксперименте и условиях, приближающихся к естественным.

4. Показано увеличение скорости движения и потребления кислорода с увеличением пространства для плавания и снижением плотности посадки животных в экспериментальные сосуды. Наибольшие изменения характерны для мигрирующих в природе видов.

5. Результаты измерения величин дыхания по расходу биохимических субстратов при миграции копепод в море показали слишком значительное превышение активного обмена над основным. Эти результаты до сих пор стимулируют поиски путей оценки энергозатрат при миграции в естественных условиях.

6. Анализ динамики величин дыхания, меняющихся под влиянием ряда факторов (пространство, плотность посадки, присутствие сероводорода и других химических веществ), позволил оценить характер некоторых адаптационных процессов, определить установившиеся величины дыхания в лабораторных условиях, а также разработать метод оценки суточных изменений

метаболизма у планктонных организмов.

7. Анализ переходных процессов дыхания наркотизированных планктонных животных показал, что эти процессы носят неспецифический характер. Следовательно, они могут служить своеобразным тестом физиологического состояния гидробионтов до и после опыта, независимо от природы воздействия.

Из наиболее первоочередных задач на ближайшую перспективу следует указать на необходимость: а) оценки дыхания представителей всех трофических уровней в планктоне с акцентом на мелкие и личиночные формы и переходом на популяционный уровень, б) изучения влияния на дыхание и локомоцию таких факторов, как температура, степень накормленности и наличие пищи, в) оценки характера изменений физиологических процессов под влиянием комплексного антропогенного воздействия, г) разработки и освоения методик оценки пространственной неоднородности энергетического обмена в естественных условиях.

1. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. — 1967. — 37, № 1. — С. 56—70.
2. Грудницкий В. А. Типы переходных процессов энергетического обмена при внешних воздействиях на организм. — В кн.: Термодинамика и кинетика биологических процессов. — М.: Наука. — 1980. — С. 266—282.
3. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наук. думка, 1981. — 231 с.
4. Ивлева И. В., Литовченко Т. И. Скорость дыхания Coelenterata и Stenophora в зависимости от температуры среды обитания // Биология моря. — Киев, 1978. — Вып. 46. — С. 3—25.
5. Ковалева Т. М., Шадрин Н. В. Влияние длительного голодания на двигательную активность и расход жира у *Pseudocalanus elongatus* Boeck. // Экология моря. — 1983. — Вып. 27. — С. 44—50.
6. Кусто Ж. И., Даген Д. Живое море. — М.: Мысль, 1976. — 368 с.
7. Минкина Н. И. Исследование методами математического моделирования движения планктонных копепоид с оценкой их энергетических затрат // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, Севастополь, 1982, — 24 с.
8. Минкина Н. И. Пространственно-временные характеристики плавания копепоид // Экология моря. — 1983. — Вып. 14. — С. 38—44.
9. Минкина Н. И. Дыхание в присутствии сероводорода планктонных животных из зоны сосуществования в Черном море // Материалы конфер. "Совершенствование управления развитием рекреационных систем". Севастополь, 1986, ч. III. — С. 545—554. Деп. в ВИНТИ, 1987, № 5805—Б 87.
10. Минкина Н. И. Основной обмен массовых видов копепоид Индийского океана. — В кн.: Механизмы образования скоплений и функционирование планктона в экосистемах Индийского океана. — К.: Наук. думка. — С. 175—189 (в печати).
11. Минкина Н. И., Павлова Е. В. К вопросу о различии природных и лабораторных уровней дыхания у морских копепоид // Экология моря, — 1992. — Вып. 40. — С. 77—84.
12. Минкина Н. И., Павлова Е. В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология — 1995. — 35, № 2. — С. 241—245.
13. Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки (*Noctiluca miliaris* Sur.) // Биология моря. — Киев, 1970. — Вып. 19. — С. 104—118.
14. Павлова Е. В. Движение перидиниевых водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 143—167.
15. Павлова Е. В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепоид при увеличении объема респирометра // Биология моря. — Киев, 1977. — Вып. 42. — С. 86—94.
16. Павлова Е. В. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. — Киев: Наук. думка, 1987. — 212 с.
17. Павлова Е. В. Соотношение основного и общего энергетического обмена. — В кн.: Механизмы образования скоплений и функционирование планктона в экосистемах Индийского океана. — Киев: Наук. думка (в печати).
18. Павлова Е. В., Африкова С. Г., Делало Е. П. и др. К вопросу о вертикальных миграциях копепоид в Черном и Эгейском морях. — В кн.: Распредел. и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. — Киев, 1977. — С. 28—45.
19. Павлова Е. В., Минкина Н. И. Оценка величин основного энергетического

- обмена у морских копепод // Докл. АН СССР, —1982. —265, № 4. —С. 1017—1019.
20. Павлова Е. В., Минкина Н. И. Удельное дыхание морских планктонных животных при разной подвижности // Журн. общ. биол. —1987. —48, № 1. —С. 92—104.
 21. Павлова Е. В., Минкина Н. И. Дыхание черноморского гребневика-вселенца (*Stenophora lobata*, *Mnemiopsis*) // Докл. РАН, —1993. —333, № 5. —С. 682—683.
 22. Павлова Е. В., Парчевский В. П., Празукин А. В. Изучение характера локомоции у морских копепод с помощью метода главных компонент в лабораторных условиях // Экология моря. —1982. —Вып. 11. —С. 42—53.
 23. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* (Claus) по данным киносъемки // Биология моря. —Киев, 1976. —Вып. 37. —С. 61—68.
 24. Петипа Т. С. О жировом обмене у *Calanus helgolandicus* в экспериментальных условиях // Докл. АН СССР, —1964. —155, № 3. —С. 470—473.
 25. Петипа Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *Acartia latisetosa* Kritcz. // Зоол. журн. —1966. —45, № 3. —С. 365—370.
 26. Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus). —В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. —М.: Наука, 1967. —С. 109—124.
 27. Петипа Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. —1981. —К.: Наук. думка. —24 с.
 28. Петипа Т. С. О способах и критериях оценки активного обмена у копепод // Океанология. —1984. —24, № 5. —С. 831—835.
 29. Пионтковский С. А. Экология поведения веслоногих ракообразных. —Киев: Наук. думка, 1985. —115 с.
 30. Попов А. Е. О связи энергетического обмена водных организмов с концентрацией их массы в условиях эксперимента. —В кн.: Экология морских организмов. —Киев: Наук. думка, 1981. —С. 98—104.
 31. Самышев Э. З., Лушов А. И., Ефимов В. С. Об изменении энергетического обмена гидробионтов в процессе адаптации к условиям опыта (на примере *Idotea ballica basteri* из Черного моря) // Гидробиол. журн. —1980. —16, № 6. —С. 94—96.
 32. Светличный Л. С. Соотношение параметров локомоции и размеров тела при бросковом плавании копепод // Журн. общ. биол. —1988. —49, № 3. —С. 401—408.
 33. Светличный Л. С. Биомеханика локомоции и уровни активного обмена копепод. —В кн.: Биоэнергетика гидробионтов. —Киев: Наук. думка, 1990. —С. 119—148.
 34. Светличный Л. С. Зависимость удельной скорости дыхания копепод от механической энергии локомоции // Экология моря. —Киев: Наук. думка, Вып. 40. —С. 72—77.
 35. Серегин С. А. Влияние солености среды на двигательную активность и распределение мезопланктонных животных в экспериментальных условиях // Деп. в ВИНТИ, 1986, № 4747—В 86. —16 с.
 36. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. —Киев: Наук. думка, 1972. —195 с.
 37. Хлебович В. С. Аклимация животных организмов. —Л.: Наука, 1987. —135 с.
 38. Minkina N. I. Analysis of the ontogenetic changes in respiration rates of marine copepods // Proceedings of the Fifth International conference on Copepoda. —Baltimore, USA, June 6—12. —Maryland University ed., 1993. —P. 70.
 39. Pavlova E. V. Methodological and theoretical analysis of studies on energetic metabolism in planktonic animals // Polsk. Arch. Hydrobiol., —1988. —31, № 1. —P. 45—54.
 40. Pavlova E. V. Diel changes in copepods respiration rates // Hydrobiologia, —1994. —292—293. —P. 333—339.
 41. Ramicharan C. W., Sprules W. G. Preliminary results from an inexpensive motion analyzer for free-swimming zooplankton // Limnol. Oceanogr., —1989. —34, № 2. —P. 457—462.
 42. Strickler J. R. Observation of swimming copepods // Limnol. Oceanogr., —1970. —15, № 3. —P. 348—356.
 43. Vlymen W. J. Energy expenditure of swimming copepods // Limnol. Oceanogr., —1970. —15, № 3. —P. 348—356.

Получено 01.12.92

RESULTS OF THE TWENTY-YEAR-LONG STUDY OF RESPIRATION AND LOCOMOTION IN THE BLACK SEA PLANKTONIC ORGANISMS

Summary

Twenty years of the study eventuated in a new methodology for estimating energy metabolism of planktonic organisms. Original techniques have been suggested. The modes of motion were described. The rate and acceleration, hydrodynamic characteristics and the work in swimming have been estimated. Examination of the respiration dynamics disclosed the types of adaptation which developed depending on space, density of settlement in respirometer, availability of hydrogen sulfide and chemical elements. Transitional processes of respiration were found to be nonspecific that makes them applicable for testing the physiological state of the organisms prior to and after the experiment. Daily changes of specific rates of oxygen uptake were calculated. The equations to standartize data of respiration rates obtained were proposed as based on the parameters of weight. Trends of current ecological investigation of the Black Sea have been outlined.

УДК 595.34 : 591 (262.5)

Л. И. САЖИНА

ИЗУЧЕНИЕ РОСТА И РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ КОПЕПОД ЧЕРНОГО МОРЯ В ИНБЮМ НАН УКРАИНЫ

В статье обобщены исследования по росту и размножению пелагических черноморских копепод, выполненные в ИнБЮМ НАН Украины за последние 30 лет. Перечислены методы определения вторичной продукции по суточным удельным приростам массовых видов, рассчитанных теоретическим способом, позднее — по экспериментальным наблюдениям. Показано изменение удельных соматических приростов копепод в зависимости от возраста, типа питания и трофического состояния среды обитания. Перечислены особенности размножения копепод и представлена оригинальная трактовка изменения генеративной продукции. Указаны пределы колебаний величин суммарного прироста, коэффициентов P/V и K_2 у отдельных видов и видовых популяций. Затронута проблема покоящихся яиц как резерва популяций. Поднят вопрос о необходимости идентифицирования личиночных (науплиальных) стадий при определении показателей видовых популяций.

При изучении продуктивных процессов, происходящих в тех или иных экосистемах, в центре внимания исследователей оказалась удельная продукция (коэффициент P/V), основанная на скорости роста. Поэтому дальнейшее решение проблемы заставило уделить вопросам роста гидробионтов большое внимание. К настоящему времени имеется немало теоретических исследований и обобщений по росту различных систематических групп животных [9, 12, 13], но довольно немногочисленные сведения по росту пелагических копепод.

Копеподы — веслоногие ракообразные, являются основной группой планктонного звена и играют большую роль в продукционных экосистемных взаимоотношениях. Черноморские виды, как правило, полициклические и в природных популяциях преобладают личиночные стадии, идентификация которых крайне затруднена из-за сложного метаморфоза. Продукция видовой популяции представляет собой сумму приростов всех входящих в ее состав особей (соматическая часть) и прироста за счет размножения (генеративная часть).

Особь разного возраста разных видов обладают различной скоростью роста. Поэтому изучение продукции у видовых популяций основано на

© Л. И. Сажина, 1996.