

DEVELOPMENT OF THE BLOOD DEPOT STORES IN THE ONTOGENESIS
OF THE MARINE FISHES

Summary

The blood depot stores that represent 20-29% of the total number of circulating erythrocytes are formed during the first two years of the fish life. As for the fingerlings they are not developed at all. The relative volume of the deposited erythrocytic mass in the pelagic fishes is 5 times higher than that of the bottom-dwelling specimens.

УДК 577.17.049—577 (260)

В. Н. ПОПОВИЧЕВ

ИССЛЕДОВАНИЕ КИНЕТИКИ ОБМЕНА ФОСФОРА-32
ЧЕРНОМОРСКИМИ ИДОТЕЯМИ ПРИ ПИЩЕВОМ ПУТИ
ЕГО ПОСТУПЛЕНИЯ

На примере черноморских идотей рассмотрена задача математического моделирования процессов накопления и выведения фосфора-32, поступающего пищевым путем. Исследуется влияние концентрации изотопного носителя в пище и размерно-массовых характеристик идотей на параметры модели.

Исследование пищевого пути поступления в организм идотей фосфора по его радиоактивному изотопу представляет теоретический и практический интерес для радиоэкологии и трофодинамики водных организмов. Этот интерес продиктован также огромной биохимической ролью самого элемента фосфора в физиологии организмов. Цель настоящей работы — экспериментальное исследование и формализованное описание кинетики обмена фосфора-32 черноморскими идотеями при поглощении его с пищей.

Материал и методика. В качестве модельного объекта из прибрежной части Черного моря в районе Севастополя взяты самцы равноногих ракообразных идотей (*Idotea baltica basteri* (Aud)) с массой особей от 50 до 130 мг. Пищей изоподам служила зеленая водоросль ульва (*Ulva rigida* Ag.). Для приготовления меченого корма талломы ульвы предварительно помещали в стеклянные аквариумы с морской водой, содержащей фосфор-32 в составе ортофосфорной кислоты и различные добавки изотопного носителя в виде водного раствора дигидрофосфата натрия. После стадии накопления фосфора-32 ульвой в условиях разной концентрации минерального фосфора в воде и при низкой освещенности, чтобы свести к минимуму прирост биомассы, талломы ее переносили в аквариумы с нерадиоактивной водой и соответствующими концентрациями минерального фосфора. В течение 10—15-суточной экспозиции выведения фосфора-32 достигалась относительная стабилизация концентрации фосфора и его радиоизотопа в ульве [5].

При концентрации минерального фосфора в воде 10, 200 и 1000 мкг/л стадия накопления радиофосфора ульвой составляла 10 сут и на момент начала эксперимента по полученным кинетическим характеристикам накопления и выведения фосфора-32 ульвой с использованием уравнения Михаэлиса—Ментен [4, 5] была рассчитана концентрация стабильного фосфора в ульве, которая соответственно составила 0,5; 3,6 и 6,3 мкг/мг (в расчете на сырую массу).

Кинетику накопления и выведения фосфора-32 гидробионтами оценивали в относительных единицах. Показателем накопительной способности гидробионтов служил коэффициент накопления (K_n), рассчитываемый по экспериментальным наблюдениям как отношение концентраций фосфора-32 в гидробионте и в пище или в воде. Кинетику выведения изучали по изменению во времени отношения концентраций

© В. Н. Поповичев, 1992

радиофосфора в гидробионте в текущий и начальный моменты времени. За начальный момент принималось время пересаживания гидробионтов из аквариумов с радиоактивностью в аквариумы с нерадиоактивной средой [1, 4]. При исследовании кинетики накопления фосфора-32 при пищевом пути его поступления для исключения каннибализма идотей содержали по одной особи в химических стаканах с 50 мл воды, предварительно профильтрованной через нуклеопоровый фильтр с размером пор 0,45 мкм, куда вносили однородные фрагменты из талломов ульвы с известными радио- и гравиметрическими характеристиками. Предварительно в течение недели идотей акклиматизировали к лабораторным условиям при 19—20 °С, а перед началом опыта они в течение суток голодали. Количество потребленного за определенное время идотейми корма (в миллиграммах сырой массы) определяли как отношение суммы радиоактивности (имп/мин) фосфора-32, содержащегося в (выделенных за это время) жидких и твердых фракциях экскреций и в теле животного к известной удельной радиоактивности ульвы, под которой понимается концентрация в ней радионуклида (имп·мин⁻¹·мг⁻¹). В каждой временной точке для осаждения фекалий и их последующего радиометрирования профильтровывали воду через фильтр 0,45 мкм. Для определения содержания фосфора-32 в жидких выделениях брали пробы фильтрата, которые высушивали и радиометрировали. Определенную таким образом активность проб фильтрата пересчитывали на его объем и учитывали как компоненту в балансе потребленного с кормом фосфора-32.

Относительный среднесуточный рацион (пищевой индекс, или суточный индекс потребления [21]), выражаемый в процентах (R , %), рассчитывали как отношение количества потребленного за сутки корма (суточный рацион) к сырой массе животного. Степень «ассимиляции» идотейми радиофосфора из пищи характеризовали коэффициентом q — долей радиоактивности суточного рациона особи, вошедшей в состав тела животного (без учета радиоактивности наполненного пищей кишечника и трат на дыхание). Время прохождения пищи по кишечнику животного (время переваривания) определяли прямыми наблюдениями за наполненностью кишечника рачков и частотой выделения фекальных комков [3].

В экспериментах применяли прижизненное радиометрирование водорослей и животных на установке РПС с пересчетным прибором ПСО2-08 и счетчиком СБТ-13. Каждая временная точка в кинетике обмена содержала 8—12 радиометрических измерений с 5%-й погрешностью. Статистическую обработку результатов проводили по стандартным методам. Длительность экспериментов была сопоставима с периодом полураспада фосфора-32 (14,3 сут), поэтому при снятии кинетических характеристик его обмена гидробионтами в получаемые данные вносили поправку на распад радионуклида. По результатам экспериментов построена и проверена на адекватность применения камерная математическая модель кинетики минерального обмена гидробионтов [4] и определены ее параметры в рамках исследованных размерно-массовых характеристик модельного объекта и физико-химических факторов среды.

Результаты и обсуждение. Для исследования влияния размерно-массовых соотношений в гидробионтах на кинетические параметры обмена фосфора-32 были поставлены эксперименты с двумя размерно-массовыми группами идотей со средней массой 80 и 120 мг, которые в течение соответственно 39 и 42 ч имели возможность питаться радиоактивной ульвой, меченной фосфором-32, после чего были пересажены на питание нерадиоактивной ульвой. Более высокого относительного уровня накопления фосфора-32 из пищи достигали животные с меньшей средней массой (рис. 1, а). Это, по-видимому, обусловлено тем, что более мелкие животные имели сравнительно большие рационы. Например, относительный среднесуточный рацион для идотей первой группы

(со средней массой 80 мг) составил 12,3%, а для второй группы — 10,9% средней сырой массы их тела. Доля радиофосфора, вошедшая в состав тел животных, от радиоактивности среднесуточного рациона для обеих исследованных групп идиотей оказалась одинаковой и в среднем составила около 30% ($q = 0,3$).

После перевода животных на питание нерадиоактивной ульвой наблюдалось снижение концентрации фосфора-32 в идиотеях и совпадение кинетики его выведения, выраженной в относительных единицах, для идиотей вышеуказанных размерных групп (рис. 1, б). Через 16 сут выведения концентрация радиофосфора в идиотеях составляла около половины ранее накопленной.

Для определения влияния различных концентраций фосфора в пище на кинетические характеристики его накопления и выведения идиотеями три одноразмерные группы идиотей массой 50—60 мг питались в течение 4 сут ульвой, имеющей разную концентрацию фосфора, однако коэффициенты накопления ими фосфора-32 не различались, несмотря на более чем на порядок различие в концентрации стабильного фосфора в ульве (рис. 2, а).

Это указывает на то, что отношение количества фосфора-32 (имп/мин), вошедшего в состав тел животных, к его количеству, потребленному за это время, не зависело от концентрации его изотопного носителя в пище в указанных границах варьирования, т. е. доля потока радионуклида, остающегося в организме, от поступающего есть величина постоянная ($q = \text{const}$), не зависящая от концентрации изотопного носителя в пище. При пересаживании животных на питание нерадиоактивной ульвой в течение 5 сут кинетика выведения идиотеями фосфора-32 также не зависела от концентраций накопленного идиотеями радиоактивного и стабильного фосфора. Указанные закономерности дают основание отождествлять пропорциональную зависимостью концентрации радиоактивного и стабильного фосфора как в ульве, так и в телах идиотей и по концентрации химически однородного радионуклида судить о концентрации его изотопного носителя.

Полученные кинетические характеристики, отражающие пищевой путь поглощения фосфора-32, позволили, опираясь на ранее предло-

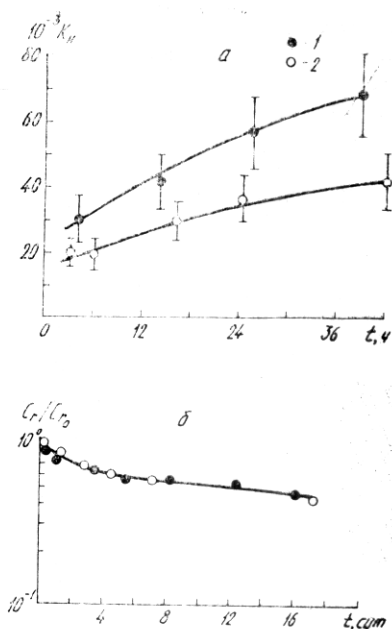


Рис. 1. Кинетика накопления (а) и выведения (б) фосфора-32 при поглощении его с пищей идиотеями размерно-массовых групп 80 (1) и 120 мг (2)

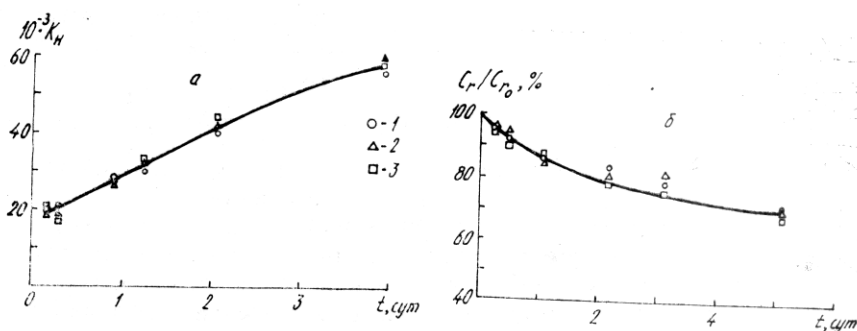


Рис. 2. Кинетика накопления (а) и выведения (б) идиотеями (массой 50—60 мг) фосфора-32, поглощаемого с ульвой, предварительно накапливающей его из воды, имеющей концентрацию минерального фосфора 10 (1); 200 (2) и 1000 м/л (3)

женные камерные математические модели кинетики обмена химических элементов у морских ракообразных [1, 4], построить математическую модель кинетики обмена фосфора идотейми при пищевом пути его поступления. Кинетика выведения идотейми радиофосфора, выраженная в полулогарифмическом масштабе (см. рис. 1, б) для возможности применения графоаналитического метода, удовлетворительно описывается двухэкспоненциальной функцией

$$C_T/C_{T_0} = 0,6 \exp(-0,018 t) + 0,4 \exp(-0,693 t), \quad (1)$$

где t — время, сут; C_T и C_{T_0} — концентрации радиофосфора в идотеймах соответственно в текущий и начальный (момент пересадки на нерадиоактивный корм) моменты времени (имп·мин⁻¹·мг⁻¹).

Наличие двух экспонент в (1) дает возможность формально отразить все множество механизмов, определяющих кинетику пищевого поглощения фосфора-32 идотейми, процессом концентрирования радиофосфора двумя фондами (камерами), каждый из которых обменивает этот элемент со скоростями метаболических реакций первого порядка. Тогда изменение концентрации радиофосфора в обменных фондах может быть выражено системой уравнений

$$\begin{aligned} dC_1/dt &= \alpha C_{\Pi} R q - p_1 C_1, \\ dC_2/dt &= (1 - \alpha) C_{\Pi} R q - p_2 C_2, \end{aligned} \quad (2)$$

где C_{Π} и C_1 , C_2 — концентрации фосфора-32 соответственно в пище и обменных фондах животного (имп·мин⁻¹·мг⁻¹) ($C_T = C_1 + C_2$); R — относительный суточный рацион животных, сут⁻¹; q — часть потока радионуклида, остающаяся в организме от поступающего с суточным рационом; α — часть потока радионуклида из пищи, поступившего в первый обменный фонд; p_1 и p_2 — показатели скорости обмена фосфора-32 соответственно первым и вторым фондами, сут⁻¹.

Интегрируя уравнения (2) при постоянных параметрах α , C_{Π} , R , q , p_1 и p_2 , получаем

$$\begin{aligned} C_1(t) &= \alpha \cdot C_{\Pi} R q / p_1 + (C_{10} - \alpha \cdot C_{\Pi} R q / p_1) \exp(-p_1 t), \\ C_2(t) &= (1 - \alpha) C_{\Pi} R q / p_2 + [C_{20} - (1 - \alpha) C_{\Pi} R q / p_2] \exp(-p_2 t), \end{aligned} \quad (3)$$

где C_{10} и C_{20} — концентрации радиофосфора в обменных фондах животного при $t=0$. Введем обозначения [4]

$$B_1 = \alpha R q / p_1 \text{ и } B_2 = (1 - \alpha) R q / p_2, \quad (4)$$

где B_1 и B_2 — относительные объемы (предельные, стационарные или статистические коэффициенты накопления) обменных фондов гидробионта, численно равные отношению предельной концентрации в них элемента к концентрации его в пище (C_{Π}); $B_1 + B_2 = K_{\Pi\Pi}$ — предельный коэффициент пищевого накопления элемента гидробионтом.

Учтя обозначения (4) и разделив обе части уравнений в выражении (3) на C_{Π} , а затем сложив их, получаем изменение коэффициента накопления фосфора-32 при его пищевом поглощении гидробионтом:

$$\begin{aligned} K_{\Pi}(t) &= (C_{10}/C_{\Pi}) \exp(-p_1 t) + (C_{20}/C_{\Pi}) \exp(-p_2 t) + \\ &+ B_1 [1 - \exp(-p_1 t)] + B_2 [1 - \exp(-p_2 t)]. \end{aligned} \quad (5)$$

Прямыми наблюдениями за частотой выделения идотейми фекалий установлено, что время переваривания пищи составляло в среднем 3 ч, т. е. в течение первых трех часов питания вклад в кинетику накопления радионуклида моделируемым гидробионтом определяла в основном радиоактивная пища, находящаяся в кишечнике животного, что и обусловило скачок в значении коэффициента накопления фосфора-32 (см. рис. 1, а; рис. 2, а) в начальной стадии накопления его идотейми. После предварительного суточного голодания за 3 ч питания идотей первоначальный рацион был в среднем в 1,8 раза выше среднесуточного.

Если через R_0 обозначить начальный относительный суточный рацион, обусловивший относительный скачок в начале кинетики накопления радиофосфора, то его значение будет составлять

$$R_0 = 1,8 R (3/24) = 0,225 R. \quad (6)$$

После фазы накопления фосфора-32 и перевода животных (в момент t_1) на питание нерадиоактивным кормом ($C_{II} = 0$) кинетику выведения радионуклида, выраженную в относительных единицах, можно описать соотношением

$$C_r(t)/C_r(t_1) = [C_{10}/C_r(t_1)] \exp(-p_1 t) + [C_{20}/C_r(t_1)] \exp(-p_2 t), \quad (7)$$

где $C_r(t_1) = C_{r_0} = C_{10} + C_{20}$. Сравнивая (7) с выражением (1), получаем $p_1 = 0,018 \text{ сут}^{-1}$; $p_2 = 0,693 \text{ сут}^{-1}$ и $C_{10}/C_{r_0} = 0,6$; $C_{20}/C_{r_0} = 0,4$. Поэтому за время t_1 коэффициенты накопления обменных фондов гидробонта будут составлять следующие величины:

$$\begin{aligned} 0,6 K_H(t_1) &= B_1 [1 - \exp(-p_1 t_1)] + \Delta B_1, \\ 0,4 K_H(t_1) &= B_2 [1 - \exp(-p_2 t_1)] + \Delta B_2, \end{aligned} \quad (8)$$

где ΔB_1 и ΔB_2 — «фоновые» нагрузки на величины коэффициентов накопления радионуклида обменными фондами, обусловленные радиоактивной пищей в кишечнике животного, т. е.

$$\Delta B_1 = (C_{10}/C_{II}) \exp(-p_1 t_1); \quad \Delta B_2 = (C_{20}/C_{II}) \exp(-p_2 t_1).$$

Если $t \rightarrow 0$, то при $C_{II_0} = C_{II} = \text{const}$ и $C_{r_0} = C_{10} + C_{20}$. С учетом соотношения (6) и (8) начальные условия для кинетики накопления радионуклида приобретают вид

$$\begin{aligned} C_{10} &= 0,6 K_H(0) \quad C_{II_0} = 0,6 R_0 q C_{II_0} = 0,135 R q C_{II}, \\ C_{20} &= 0,4 K_H(0) \quad C_{II_0} = 0,4 R_0 q C_{II_0} = 0,090 R q C_{II}. \end{aligned} \quad (9)$$

Тогда при $t = t_1$ имеем

$$\begin{aligned} \Delta B_1 &= 0,135 R q C_{II} \exp(-p_1 t_1), \\ \Delta B_2 &= 0,090 R q C_{II} \exp(-p_2 t_1). \end{aligned} \quad (10)$$

Соотнеся уравнения в выражении (8), отношение начальных концентраций радионуклида в фондах гидробонта, созданных к началу стадии выведения

$$B = \{B_1 [1 - \exp(-p_1 t_1)] + 0,135 R q \exp(-p_1 t_1)\} : \{B_2 [1 - \exp(-p_2 t_1)] + 0,090 R q \exp(-p_2 t_1)\}. \quad (11)$$

Введя в (11) обозначения (4), преобразуем его к выражению для определения α

$$\alpha = \{B p_1 [1 - \exp(-p_2 t_1)] + 0,135 p_1 p_2 [\exp(-p_2 t_1) - \exp(-p_1 t_1)]\} / \{B p_1 [1 - \exp(-p_2 t_1)] + p_2 [1 - \exp(-p_1 t_1)]\}. \quad (12)$$

Зная численные значения входящих в (12) параметров, получаем, что $\alpha = 0,44$, а при $t \rightarrow \infty$ из соотношения (5) следует, что $K_H(t) \rightarrow K_{HP} = B_1 + B_2$ и с учетом (4)

$$K_{HP} = R q [\alpha/p_1 + (1 - \alpha)/p_2]. \quad (13)$$

По результатам экспериментов нами получены оценки относительных среднесуточных рационов идотей при кормлении их ульвой, которые совпали с относительными величинами среднесуточных рационов идотей при питании энтероморфой при 20 °С, указанных в работе [6], значения которых, в зависимости от массы тела животного, определяются соотношением

$$R = 0,053 m^{-0,352}, \quad (14)$$

где m — сырая масса животного, г.

Подставляя в (5) найденные оценки параметров и их соотношения, будем окончательно иметь в интегральной форме эмпирическую зависимость, удовлетворительно описывающую для различных масс животных (из исследуемого интервала 50—130 мг) процесс аккумуляции ими фосфора-32, поступающего из пищи, имеющей различаемую более чем на порядок концентрацию стабильного фосфора

$$K_H(t) = 0,402 m^{-0,352} [1 - 0,963 \exp(-0,018 t) - 0,028 \exp(-0,693 t)]. \quad (15)$$

В дифференциальной форме этот же процесс, описываемый выражением (2), с учетом эмпирических зависимостей приобретет вид

$$\begin{aligned} dC_1/dt &= 0,0070 C_H m^{-0,352} - 0,018 C_1, \\ dC_2/dt &= 0,0089 C_H m^{-0,352} - 0,693 C_2. \end{aligned} \quad (16)$$

Представленная системой дифференциальных уравнений (16) верифицированная контрольными экспериментами математическая модель адекватно описывает кинетику обмена фосфора-32 черноморскими идо-теями при поступлении его пищевым путем из ульвы, имеющей равную концентрацию стабильного фосфора.

Заключение. Кинетические закономерности обмена идо-теями фосфора-32, поступающего пищевым путем, описываются двухкамерной математической моделью, параметры которой связывают аккумулирующую функцию обмена с размерно-массовыми характеристиками идо-тей обратной степенной зависимостью и пропорциональной зависимостью с концентрацией радиофосфора в пище. Отношение потоков радиофосфора, вошедшего в обменные фонды идо-тей, к поступившему (потребленному) с пищей не зависит от концентрации изотопного носителя в ней и от массы животных. Выведение фосфора-32 из обменных фондов идо-тей происходит в соответствии с метаболическими реакциями первого порядка, в которых показатели скоростей обмена не зависят от массы животных и концентрации в них фосфора.

1. Иванов В. Н., Егоров В. Н., Поповичев В. П., Шевченко М. М. Математическое моделирование кинетики обмена микроэлементов в морских ракообразных при пищевом и парентеральном путях их поступления // Экология моря. — 1986. — Вып. 23. — С. 68—77.
2. Петипа Т. С. Трофодинамика конопод в морских планктонных сообществах. — Киев: Наук. думка, 1981. — 241 с.
3. Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В. Действие температуры среды на скорость потребления и переваривания пищи у некоторых морских ракообразных // Экология. — 1983. — Вып. 3. — С. 54—60.
4. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохемозология. — М.: Энергоатомиздат, 1986. — 176 с.
5. Терещенко Н. Н., Егоров В. Н. Изучение кинетических закономерностей поглощения и выведения фосфора черноморской зеленой водорослью *Ulva rigida* Ag. // Докл. АН УССР. — 1985. — № 1. — С. 79—82.
6. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*). — Киев: Наук. думка, 1973. — 183 с.

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

Получено
24.06.91

V. N. PROPOVICHEV

STUDY OF THE EXCHANGE KINETICS OF PHOSPHORUS-32 IN BLACK SEA IDOTEA ACCUMULATING IT WITH FOOD

Summary

An isopod — *Idotea baltica basteri* (Aud) has been taken as an example to consider a problem on mathematical modelling of accumulation and removal of phosphorus-32 supplied with food (green alga *Ulva rigida* Ag.). It is established that accumu-

lation parameters of the two-chamber mathematical model describing kinetic regularities of exchange of phosphorus-32 supplied with food in *Idotea* bind the accumulating function of metabolism and size-weight characteristics of *Idotea* by the reverse relationship, while that function and radiophosphorus concentration in food — by proportional relationship. Parameters of the removal do not depend on the weight of animals and phosphorus concentration in them.

УДК 582.275.54:581.55 (262.5)

И. К. ЕВСТИГНЕЕВА

О ВОЗМОЖНОСТИ ВЫРАЩИВАНИЯ *LAURENCIA CORONOPUS J. AG.* НА ИСКУССТВЕННОМ СУБСТРАТЕ

Приведены результаты первого опыта выращивания лауренции чашевидной на пенопластовом субстрате, позволившие сделать вывод о пригодности последнего для прикрепления ее спор. Определены сроки появления первых проростков лауренции и наиболее активного их роста. Описана месячная динамика численности и биомассы, индивидуальных длины и массы, количества и размеров боковых ответвлений. Методом дисперсионного анализа показана статистическая достоверность влияния сезона и глубины на морфометрические параметры слоевища лауренции. В качестве факторов, негативно влияющих на рост проростков, выделены массовое развитие эпифитов и оседание на слоевищах мощного слоя детрита.

В талломах красных водорослей рода *Laurencia* Lamour. обнаружены агароподобные, ростовые вещества и терпеноиды, относящиеся к естественным гербицидам и антибиотикам [10, 11]. Учитывая это обстоятельство, а также то, что черноморские лауренции имеют короткий жизненный цикл, полагают, что некоторые из них могут оказаться перспективными для культивирования [4].

Возможные способы выращивания лауренций (вегетативный и опориванием субстрата) основаны на способности их размножаться фрагментацией талломов и спорами. Результаты первых опытов культивирования *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. этими способами описаны ранее [2, 4]. Настоящее сообщение — часть цикла работ, в которых основное внимание уделялось выявлению принципиальной возможности выращивания эндемичного для Черного моря вида *L. coronopus* J. Ag. и подбору для этого искусственного субстрата. В исследованиях применен способ опоривания субстрата естественным путем.

Материал и методика. Эксперименты проводили с апреля 1987 г. по июль 1988 г. в бухте Казачья. В виде субстрата использовали пенопластовые пластины размером 12,5×12,5 см. За основу был взят веревочно-пластинчатый тип носителя с поперечным расположением пластин, широко используемый при выращивании мидий [1]. Пластины размещали на капроновом поводце на расстоянии 1 м друг от друга по одной на четырех горизонтах (1; 2; 3 и 4 м). Учитывая, что активное спороношение лауренций обычно происходит в мае при прогревании воды от 12 до 15 °C [5], пластины были выставлены в море в начале апреля. Наблюдения за зарастанием субстрата проводили ежемесячно, для чего срезали по поводцу с четырьмя пластинами. Определение численности, биомассы, индивидуальной длины, количества и размеров боковых ветвей проводили у проростков, снятых с горизонтальной поверхности пластины. Суточный прирост длины и массы рассчитывали по формуле [7]

$$q = \frac{W_t - W_0}{W_0 t} 100\%,$$

где W_0 и W_t — начальная и конечная величины исследуемого признака; t — время наблюдения, сут. Приближенное соответствие распределения

© И. К. Евстигнеева, 1992