

ПРОВ 2010

ПРОВ. 1980

ПРОВ 98

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

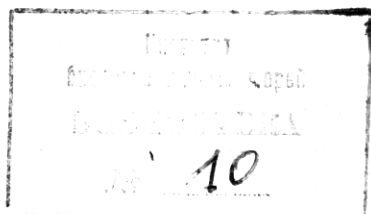
# БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

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



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 *Euxuviaella 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

**Скорость *Peridinium triquatum* и *Exuviaella cordata***

| Характер движения водорослевой клетки в поле зрения микроскопа | Число повторностей | Скорость, |              |
|----------------------------------------------------------------|--------------------|-----------|--------------|
|                                                                |                    | средняя   | максимальная |
| Peridinium                                                     |                    |           |              |
| Прямолинейное с поворотами                                     | 7                  | 0,006     | 0,008        |
| Прямолинейное без поворотов                                    | 11                 | 0,007     | 0,009        |
| Exuviaella                                                     |                    |           |              |
| Прямолинейное с поворотами и остановками                       | 19                 | 0,007     | 0,010        |
| Прямолинейное от остановки до остановки                        | 36                 | 0,006     | 0,007        |
| Прямолинейное без остановки и поворотов                        | 14                 | 0,012     | 0,016        |
| Спиралевидное с поворотами и остановками                       | 3                  | 0,007     | 0,009        |
| Спиралевидное без остановок и поворотов                        | 7                  | 0,007     | 0,010        |

**Скорость движения *Peridinium***

| Характер движения водорослевой клетки в поле зрения микроскопа | Число повтор- ностей | Скорость, |              |
|----------------------------------------------------------------|----------------------|-----------|--------------|
|                                                                |                      | средняя   | максимальная |
| Peridinium                                                     |                      |           |              |
| Прямолинейное с поворотами                                     | 8                    | 0,001     | 0,002        |
| Прямолинейное без поворотов                                    | 7                    | 0,002     | 0,003        |
| Glenodinium                                                    |                      |           |              |
| Круговое                                                       | 8                    | 0,004     | 0,005        |
| Прямолинейное без поворотов                                    | 10                   | 0,004     | 0,007        |

обособленных друг от друга перемещений. Полученные выборки проверены на принадлежность к нормальному распределению и обработаны статистически.

**Результаты.** В общем виде результаты проведенных измерений представлены в табл. 1, 2. Основными критериями для выделения разных видов движения у наблюдаемых водорослей служили способ перемещения в пространстве и скорость движения. Отмечено три характерных вида движения: прямолинейное, спиралевидное и круговое. При данных условиях съемки клетки *Glenodinium* вращались по кругу и только небольшие участки пути проходили по прямой линии, у *Peridinium* и *Exuviaella* наблюдалось прямолинейное поступательное движение без поворотов и остановок и прямолинейное движение, когда клетка меняла направление и часто делала остановки, вращаясь вокруг своей оси.

У каждого из трех видов водорослей, перемещающихся тем или иным способом, отмечены разные скорости движения в зависимости от его вида и количества поворотов и остановок. Каждый вид движения охарактеризован величиной средней, максимальной и предпочитаемой скорости. Последняя представляет собой скорость, с которой клетка перемещается наиболее продолжительное время; определена эта скорость с помощью гистограмм. Почти у всех наблюдаемых динофлагеллят при разных видах движения средняя скорость несколько выше предпочитаемой (табл. 1, 2).

При одновременном движении на предметном стекле 5—10 клеток определена скорость перемещения у двух видов *Peridinium* и *Exuviaella*.

Таблица 1

при движении в группе (5—10 клеток)

| см/с              | Путь, см | Время, с | $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ | $\sigma$ | Коэффициент вариации, % |
|-------------------|----------|----------|---------------------------|----------|-------------------------|
| предпочитаемая    |          |          |                           |          |                         |
| <i>triquetrum</i> |          |          |                           |          |                         |
| 0,002             | 0,022    | 4,3      | 0,00069                   | 0,00041  | 6,4                     |
| 0,006             | 0,012    | 1,6      | 0,00037                   | 0,00124  | 17,1                    |
| <i>cordata</i>    |          |          |                           |          |                         |
| 0,004             | 0,037    | 6,2      | 0,00059                   | 0,00258  | 38,8                    |
| 0,006             | 0,007    | 1,4      | —                         | —        | —                       |
| 0,010             | 0,025    | 2,2      | 0,00066                   | 0,00247  | 20,7                    |
| 0,004             | 0,058    | 9,1      | 0,00132                   | 0,00229  | 33,7                    |
| 0,005             | 0,028    | 4,0      | 0,00061                   | 0,00160  | 21,8                    |

Таблица 2

*triquetrum* и *Glenodinium foliaceum*

| см/с              | Путь, см | Время, с | $\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ | $\sigma$ | Коэффициент вариации, % |
|-------------------|----------|----------|---------------------------|----------|-------------------------|
| предпочитаемая    |          |          |                           |          |                         |
| <i>triquetrum</i> |          |          |                           |          |                         |
| 0,002             | 0,025    | 16,7     | 0,00024                   | 0,00067  | 42,2                    |
| 0,002             | 0,009    | 4,5      | 0,00014                   | 0,00037  | 17,7                    |
| <i>foliaceum</i>  |          |          |                           |          |                         |
| 0,004             | 0,046    | 12,9     | 0,00034                   | 0,00097  | 25,6                    |
| 0,003             | 0,011    | 2,7      | 0,00047                   | 0,00148  | 32,9                    |

У первого вида отмечено только прямолинейное движение, у второго — прямолинейное и спиралевидное, причем преобладает движение по прямой (табл. 1). Скорость прямолинейного движения у *Euxiviaella* рассчитана для трех случаев: с поворотами и остановками, от одной остановки до другой и при передвижении без поворотов и остановок. Наибольшая средняя скорость наблюдалась при движении по прямой без остановок и поворотов — 0,012 см/с. За счет остановок и поворотов средняя скорость уменьшалась вдвое; это отмечено и для предпочитаемой скорости (рис. 1, 1; 2; 3). От одной остановки до другой (или от поворота до поворота) *Euxiviaella* проходит путь также по прямой, причем длина этих отрезков прямо пропорциональна времени, затрачиваемому на их прохождение. Такая закономерность прослеживается достаточно четко при разных скоростях движения (рис. 2). Протяженность пути и предпочитаемое расстояние при прямолинейном движении представлены на гистограммах (рис. 3). При поступательном движении по спирали клетка, двигаясь вперед, одновременно описывает небольшие круги по ходу основного направления движения. В случае безостановочного перемещения скорость спиралевидного движения ниже скорости прямолинейного ( $0,007 \pm 0,00061$  и  $0,012 \pm 0,00066$  см/с соответственно). Таким образом, самым скоростным видом движения *Euxiviaella* является прямолинейное без остановок и поворотов; самым медленным — прямолинейное с частыми остановками. Что касается максимальных скоростей движения этого вида, то они различны при разных видах движения и колеблются в пределах 0,007—0,016 см/с.

При киносъемке прямолинейного движения *Euxyiaella* удалось определить продолжительность кратковременных остановок движущейся клетки. Наиболее часты остановки продолжительностью по 21 с, более длительные наблюдались значительно реже (рис. 4).

Для *Peridinium* определены виды и скорости движения при одновременном перемещении на предметном стекле одной и нескольких клеток.

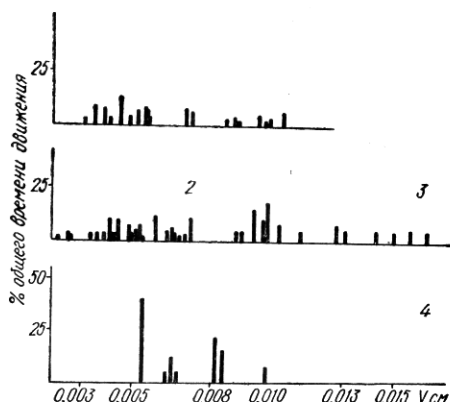


Рис. 1. Скорость движения *Euxyiaella cordata*:

1 — движение по прямой с поворотами и остановками; 2 — движение от остановки до остановки; 3 — движение по прямой без поворотов и остановок; 4 — движение по спирали.

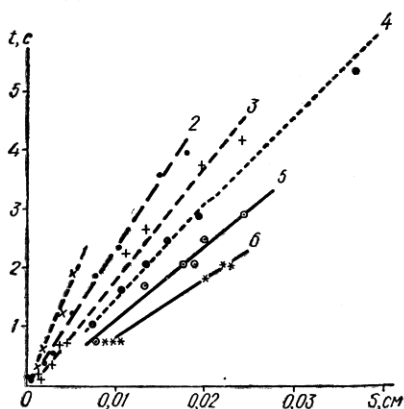


Рис. 2. Зависимость пройденного пути ( $S$ ) *Euxyiaella cordata* от времени движения ( $t$ ) по прямым отрезкам при разных скоростях.

Пунктирные линии — от остановки до остановки при скоростях: 1 — 0,0024—0,0035; 2 — 0,004—0,005; 3 — 0,005—0,006; 4 — 0,006—0,007 см/с. Сплошные линии — от поворота до поворота при скоростях: 5 — 0,007—0,009; 6 — 0,010—0,011 см/с.

Двигаясь прямолинейно в группе из 5—10 клеток, *Peridinium* при наличии поворотов развивает в пять раз большую среднюю скорость, чем при движении в одиночку в тех же условиях ( $0,006 \pm 0,00069$  по сравнению с  $0,001 \pm 0,00024$  см/с). Величины максимальных скоростей также в четыре раза больше, а предпочитаемые скорости одинаковы (рис. 5).

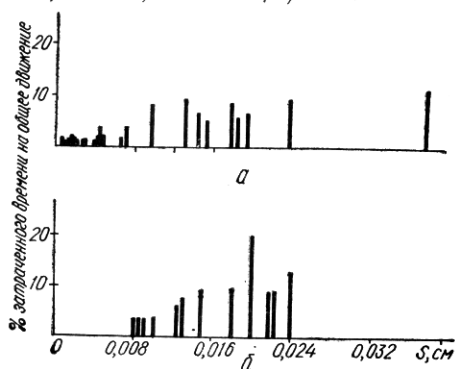


Рис. 3. Протяженность пути, пройденного клеткой *Euxyiaella cordata* при прямолинейном движении от остановки до остановки (а) и от поворота до поворота (б).

При движении без поворотов по прямой в группе клеток *Peridinium* также перемещается быстрее, нежели в одиночку ( $0,007 \pm 0,00037$  и  $0,002 \pm \pm 0,00014$  см/с соответственно). Помимо существенных различий в средней скорости движения, одиночная клетка движется при более стабильных скоростях (0,0019—0,0030 см/с), тогда как при движении нескольких клеток пределы колебаний (0,006—0,010 см/с) и величина предпочитаемой скорости больше (0,006 по сравнению с 0,002 см/с).

При круговом движении одиночных клеток *Glenodinium* средняя и предпочитаемая скорости одинаковы, продолжительность движения клетки достаточно велика, примерно в шесть раз больше, чем при движении по прямым участкам, зато в последнем случае клетка может двигаться, достигая больших максимальных скоростей (табл. 2, рис. 6).

**Обсуждение.** В опубликованной ранее работе были определены скорости движения черноморских перидиней с помощью визуальных наблю-

дений под бинокляром [5]. При этом культуру водорослей помещали в чашку Коха, в объем воды, примерно равный 100 мл. Сравнения полученных нами скоростей движения водорослей с приведенными в работе [5] средними скоростями движения водорослей в дневное время свидетельствуют о том, что при движении *Glenodinium* и *Exuviaella* в чашках Коха средняя скорость их перемещения примерно втрое выше, чем удалось наблюдать на предметном стекле. Незначительные различия температур,

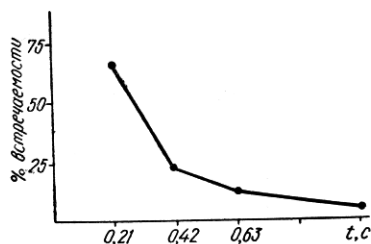


Рис. 4. Частота остановок разной продолжительности при прямолинейном движении *Exuviaella cordata*.

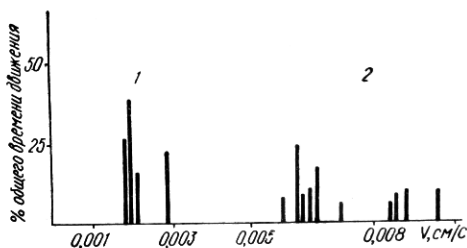


Рис. 5. Скорость *Peridinium triquetrum* при прямолинейном движении: 1 — одиночная клетка; 2 — несколько клеток в поле зрения.

при которых проведены наблюдения, едва ли могли привести к такому расхождению в скорости движения. В то же время результаты измерений, полученных при наблюдении в примерно одинаковых объемах воды для одного и того же вида способом визуальных наблюдений [8] и методом кино съемки (данная работа), практически одинаковы (табл. 3). Сопоставление зависимостей скорости движения от проходимого расстояния и времени движения в чашках Коха и на предметном стекле показало, что при увеличении пространства, в котором водоросли могут двигаться, при прочих равных условиях, вдвое увеличивается протяженность пути, проходимого клеткой при поступательном движении. Указанные зависимости менее четко проявляются при движении на предметном стекле (рис. 7).

Таблица 3

Средняя скорость движения водорослей при наблюдении в разных объемах воды

| Вид                          | t, °C | Скорость движения, см/с |               | Автор                                |
|------------------------------|-------|-------------------------|---------------|--------------------------------------|
|                              |       | на предметном стекле    | в чашке Коха  |                                      |
| <i>Glenodinium foliaceum</i> | 22    | 0,004+0,00034           | —             | Данная статья<br>Е. В. Павлова, 1971 |
|                              | 24    | —                       | 0,012+0,00350 |                                      |
| <i>Exuviaella cordata</i>    | 20    | 0,009+0,00059           | —             | Т. С. Петипа, 1965                   |
|                              | 22    | 0,007+0,00132           | —             | Данная статья                        |
|                              | 24    | —                       | 0,026+0,00110 | Е. В. Павлова, 1971                  |
| <i>Peridinium triquetrum</i> | 20    | 0,008+0,00013           | —             | Т. С. Петипа, 1965                   |
|                              | 22    | 0,006+0,00069           | —             | Данная статья                        |

Чем же все-таки можно объяснить столь значительные различия в скорости движения у одних и тех же видов водорослей при их одинаковом физиологическом состоянии? Примененный в данном случае метод кино съемки предопределил условия, в которых должны были находиться водорослевые клетки. Микрокино съемка могла проводиться только при помещении водоросли в условия достаточной освещенности на предметном стекле, в малом объеме воды. Освещенность колебалась в пределах 2—6 тыс. лк. На основании имеющихся в литературе данных о влиянии интенсивности освещения на скорость фотосинтетической активности и активности вообще [1, 10] такая освещенность для флагел-

лят находится в пределах оптимальной и не может отрицательно действовать на их физиологическое состояние. Остается предположить, что изменение скорости движения водорослевых клеток в данном случае было вызвано малым объемом воды, в котором водорослям предоставлялась возможность передвигаться. Видимо, ограничение пространства может быть выдвинуто в качестве существенной причины значительного снижения средней скорости на предметном стекле: либо при прямом влиянии (чем меньше объем, тем короче путь и меньше развиваемая скорость), либо опосредованно (через влияние выделяемых водорослями различных химических веществ — продуктов жизнедеятельности). Все это, очевидно, следует принимать во внимание при исследовании кинетики движения и определении максимальных скоростей или оценке степени активности в условиях, приближающихся к природным. Для этих целей параметры двигательного поведения перидиниевых водорослей следует получать при естественной плотности популяции.

Любопытен также факт уменьшения средней скорости движения одиночных клеток *Peridinium* по сравнению с движением тех же клеток в группе (рис. 2). Условия съемки, температура, освещение и объем водяной капли на предметном стекле в случае киносъемки одной или нескольких клеток были одинаковы. В данном случае совместное пребывание нескольких водорослевых клеток способствовало повышению их двигательной активности.

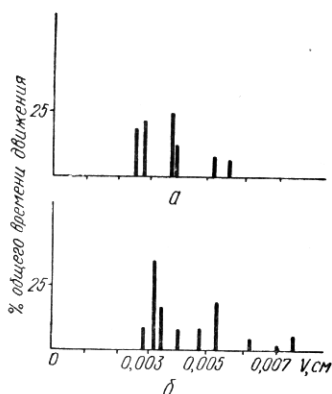


Рис. 6. Скорость *Glenodinium foliaceum* при движении по кругу (а) и при прямолинейном движении (б).

Как было показано в работах многих авторов, условия освещения, соленость, среда, на которой выращивается водорослевая культура, время суток, совпадение или несовпадение срока наблюдения в лаборатории с массовым развитием этого вида в естественных условиях, обеспеченность фосфором, азотом и т. д. — все отражается на физиологическом состоянии водорослевых клеток и на их активности [13, 2, 10]. Исследователи, имевшие дело с простейшими вообще, отмечали большую лабильность их двигательной активности при изменении различных внешних факторов [14, 16, 11, 9, 6 и др.].

Приведенные материалы об изменении скорости движения некоторых черноморских водорослей в разных объемах воды лишний раз подтверж-

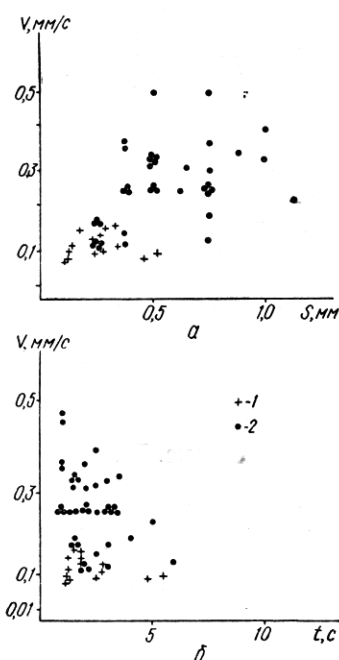


Рис. 7. Зависимость скорости движения *Euxivella cordata* от пройденного пути (а) и расходаемого на это времени (б) при прямолинейном перемещении на предметном стекле (1) и в чашках Коха (2) (данные работы [5], рис. 61, 62).

дают, что и жгутиковые водоросли, по крайней мере выращенные в культуре, способны в значительной степени изменить подвижность при смене условий.

**Выводы.** Методом киносъемки определены скорости движения трех видов перидиниевых водорослей из Черного моря, выращенных в культуре (*Glenodinium foliaceum*, *Peridinium triquetrum*, *Euxydia cordata*).

Обнаружено, что в одинаковых условиях скорость движения одиночной клетки *Peridinium triquetrum* уменьшается втрое по сравнению со скоростью при одновременном движении нескольких клеток.

Определена продолжительность остановок у *Axuviaella cordata*, колеблющаяся от 0,21 до 1,04 с. При условиях данной съемки наиболее часто встречаются остановки продолжительностью 0,21 с.

Скорости движения, полученные на предметном стекле методом киносъемки, в три с лишним раза ниже скоростей, рассчитанных ранее на основании наблюдений в чашках Коха, что свидетельствует о лабильности двигательной активности у планктонных водорослей в зависимости от различных внешних условий. В данных наблюдениях основной причиной таких изменений, очевидно, является ограничение пространства.

Данные, полученные методом киносъемки, хорошо согласуются с величинами скоростей у тех же видов, полученных визуальным методом при аналогичных условиях наблюдения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Акинина Д. К. Оседание и фототаксис двух массовых видов динофлагеллят в связи с их фотосинтетической активностью.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. К., 1967, с. 95—100.
2. Акинина Д. К. Влияние фосфатов и нитратов на интенсивность фотосинтеза некоторых видов морских динофлагеллят.— В кн.: Химические ресурсы морей и океанов. М., 1970, с. 149—154.
3. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. I. Вводные и общие вопросы планктологии. Л., «Наука», 1969. 658 с.
4. Ланская Л. А. Культивирование водорослей.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 5—21.
5. Павлова Е. В. Движение перидиниевых водорослей.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 143—167.
6. Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки (*Noctiluca miliaris* Sur.).— Биология моря, 1970, вып. 19, с. 104—118.
7. Парибок В. П., Заугольников С. Д. К вопросу о динамике мелких водных животных.— ДАН СССР, 1949, 64, № 4, с. 561—563.
8. Петипа Т. С. Избирательная способность в питании у *Calanus helgolandicus* (Claus).— В кн.: Исследование планктона Черного и Азовского морей. К., 1965, с. 102—110.
9. Серавин Л. Н. Двигательные системы простейших. Строение, механохимия и физиология. Л., «Наука», 1967. 329 с.
10. Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 22—50.
11. Davenport D., Wright C. A., Causley D. Technique for the Study of the Behavior of Motile Microorganisms.— Science, 1962, 135, N 3508, p. 1059—1060.
12. Garham P. C. C. Locomotion in the Parasitic Protozoa.— Biol. rev. L.— N.-J. Cambridge Univ. Press, 1966, 41, N 4, p. 561—586.
13. Hand G. W., Collard P. S., Davenport D. The Effects of Temperature and Salinity Change on Swimming Rate in the Dinoflagellates *Goniaulax* and *Gyrodinium*.— Biol. Bull., 1965, 128, N 1, p. 90—101.
14. Peters N. Peridinea.— In: Die Tierwelt der Nord und Ostsee. Leipzig, 1930, p. 1—84.
15. Ryther J. H. Ecology of Autotrophic Marine Dinoflagellates with Respect to Red Water Conditions.— In: Luminescence of Biological Systems. Wash., D. C., 1955.
16. Weiss P. Guiding Principles in Cell Locomotion and Cell Aggregation.— Exp. Cell. Res. (Suppl.), 1961, 8, p. 260—281.
17. Wingo W. J., Browning J. Measurements of Swimming Speed of *Tetrahymena geleii* by Stroboscopic Photomicrography.— J. Exp. Zool., 1951, 117, p. 441—445.

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

Поступила в редколлегию  
29.VIII 1975 г.