

- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*). Паразитология. Т. 34, вып. 2. С. 118–124.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 54 с.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. Шк. 352 с.
- Лутта А.С. 1941. О заражении аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis*. Тр. Ленингр. общ. естествоисп. Т. 18, вып. 4. С. 40–60.
- Мамаев С.А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М. 234 с.
- Румянцев Е.А. 1975. Влияние некоторых факторов на паразитофауну рыб при интродукции в озера Карелии. Паразитология. Т. 9, вып. 4. С. 305–311.
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с.
- Стерлигова О.П. 2004. Последствия случайного проникновения корюшки в экосистему Сямозера // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты. С. 49–51.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 119 с.
- Шульман Б.С., Щуров И.Л., Иешко Е.П., Широков В.А. 2001. Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (*Monogenea: Gyrodactylidae*) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 40–48.
- Фрезе В.И., Казаков Б.Е. 1968. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (*Cestoidea: Proteocephalata*) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) Европейского Севера СССР // Тр. ГЕЛАН СССР. Т. 20. С. 171–175.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER, 1800) (PROTEOCEPHALIDAE), A PARASITE OF COREGONIDS IN CONDITIONS OF TRANSFORMATION OF WATER COMMUNITIES

L.V. Anikieva, E.P. Ieshko

Institute of Biology, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia
e-mail: Anikieva@krc.karelia.ru

There has been studied morphological variability to coregonids cestode *Proteocephalus longicollis*, a parasite of smelt *Osmerus eperlanus* L., which was spontaneously introduced into Lake Syamozero. It was ascertained that for last 20 years *P. longicollis* has become a mass representative of established parasitic fauna of smelt, thereby showing the absence of its strict specificity. It was shown that morphological polymorphism of *P. longicollis* from smelt combines features of ecoforms characteristic for local hosts, those are whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and vendace (*Coregonus albula* L.). By the nature of variability cestodes from smelt are more similar to ecoforms from whitefish. It is concluded that when a parasite colonise a host that is new for the water body, a new hostal group is forming, which makes for the parasite number maintenance and its population stability under changing environment of freshwater ecosystems.

ЭФФЕКТ МАССЫ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ОБМЕНА У НЕКОТОРЫХ ЛИТОРАЛЬНЫХ АМФИПОД

Е.С. Аракелова

Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН,
г. Санкт-Петербург, Россия
e-mail: gambar@EA3784.spb.edu

Данные по энергетическому обмену амфипод многочисленны в целом, но отдельные виды по-прежнему остаются в поле зрения исследователей, особенно когда речь идет о литоральных животных, наиболее подверженных воздействию температуры среды. Для выражения связи между обменом животных и температурой было предложено использовать экспоненциальное уравнение Аррениуса $V_t = V_0 e^{-\mu/RT}$, где T – абсолютная температура по шкале Кельвина, μ – средняя энергия ак-

тивации в пределах ($t_1 - t_2$) в калориях или джоулях (Ивлева, 1981). Позднее была предложена модель, позволяющая сравнивать метаболизм разных видов независимо от массы животных и температуры $V = V_0(T_0)M^{3/4}e^{E_i T_c / kT_0}$ (Gillooly et al., 2001). Причем независимость от факторов достигается сравнением интенсивностей обмена V_0 при нормированной стандартной температуре T_c , наиболее часто равной 20°C . В основе модели – уравнение зависимости скорости обмена от массы и температуры $V \sim M^{3/4} e^{-E_i / kT}$, где E_i – энергия активации молекул, k – постоянная Больцмана. Модель позволяет связывать метаболизм с кинетикой физиологического процесса. По количественно выраженным для отдельных таксонов зависимостям интенсивности метаболизма от разных температур по шкале Кельвина становится возможным определить ускоряющее влияние температуры на данный физиологический процесс с использованием универсальной температурной зависимости (universal temperature dependence) $UTD \rightarrow e^{E_i T_c / kT_0}$, где $T_c = T - T_0$. Для 10-градусного интервала температур зависимость можно выразить как $Q_{10} = e^{10E_i / kT_0}$. Эта форма количественной связи между скоростью энергетического обмена животных и температурой отличается от уравнения Вант-Гоффа $V_2/V_1 = Q_{10}^{(t_2-t_1)/10}$. Согласно последнему уравнению коэффициент Q_{10} не зависит от температуры, чем отличается от коэффициента по UTD, и имеет постоянное значение, близкое к 2–2.5.

Цель данной работы заключалась в определении скорости энергетического обмена у некоторых видов амфипод при естественной температуре среды, определении энергии активации метаболизма у них и сравнении температурных коэффициентов Q_{10} , полученных для них по уравнениям Вант-Гоффа и универсальной температурной зависимости.

Эксперименты по водному дыханию амфипод литоральной зоны Белого моря *Gammarus duebeni* и пресноводных *Monoporeia affinis* и *Gammarus lacustris* из оз. Кривое (мыс Каргеш, Карелия) проводились на территории Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Скорость потребления кислорода (СПК) измерялась стандартным методом в замкнутых сосудах, содержащихся во время опыта в воде на литорали. Содержание кислорода в воде определялось методом Винклера.

Опытные данные по дыханию амфипод аппроксимированы степенным уравнением $V = V_0 W^b$, где V – СПК, $\text{мм}^3 \text{ч}^{-1}$, W – сырая масса амфипод, мг (Табл. 1).

Все данные в пределах $8-18^\circ\text{C}$, независимо от температуры измерения, объединены общим трендом, который формально отражает связь между СПК и массой при усредненной температуре $\sim 15 \pm 7^\circ\text{C}$, ниже и выше которой лежат данные, относящиеся, соответственно, к более низким и более высоким температурам (Рис. 1).

Регрессия физиологического процесса с возрастанием массы имеет аллометрический характер, а межвидовые различия коэффициентов b (0.57–0.81) в значительной степени можно объяснить неоднородностью данных по отношению, прежде всего, к температуре, принадлежностью вида к морской или пресноводной фауне и диапазоном масс подопытных рачков.

Таблица 1

Параметры уравнений зависимости скорости энергетического обмена (V) от массы у некоторых амфипод

Вид	t $^\circ\text{C}$	n	V_0	b	r^2	W ср. (min-max)	
<i>Monoporeia affinis</i>	8	26	0.6	0.59	0.85	4.82 (0.4 – 10.7)	
«	17	23	1.1	0.81	0.39	4.74 (2.5 – 6.0)	
<i>G. lacustris</i>	18	24	1.3	0.57	0.88	11.2 (1.2 – 37.4)	
<i>G. duebeni</i>		10	14	0.8	0.72	0.91	28.1 (2.3 – 55.6)
«	15	16	1.6	0.66	0.62	26.3 (5.8 – 65.4)	

Влияние температуры на энергетический обмен у разных видов амфипод (Табл. 2) показано на графике зависимости интенсивности обмена от температуры по шкале Цельсия (Рис. 2) и от обратной величины абсолютной температуры ($1/T$ $^\circ\text{K}$) в полулогарифмической системе координат (Рис. 3). Данные аппроксимированы, соответственно, экспоненциальным уравнением $V = 0.6684e^{0.0806t}$ ($n = 23$, $r^2 = 0.78$) и линейным $\ln V = -6.6962(103/T) + 9.125$ ($n = 23$, $r^2 = 0.79$, $P = 0.01$). Вопреки принятому способу стандартизации скорости обмена, которая достигается делением скорости процесса на массу в степени 0.75, представленные здесь коэффициенты регрессии b в уравне-

ниях по обмену, в том числе и по литературным данным, не приведены к $\frac{3}{4}$ и сохраняют начальное значение.

Таблица 2. Интенсивность обмена пресноводных и морских амфипод при разной температуре

Вид	t °C	W,	B_0 ,	Источник
	мг сух. мм ³ мг ⁻¹ ч ⁻¹			
<i>Gammaracanthus lacustris</i>	5	0.94 – 180.6	0.695	Иванова, 1972
«	11	0.94 – 176.9	1.514	«
<i>Gammarus olivii</i>	5	-	1.224	Аболмасова, 1975
10	-	1.388	«	«
<i>Gammarellus carinatus</i>	6	1.3 – 16.0	1.824	Ивлева, 1981
10	0.8 – 23.0	2.368	«	«
<i>Hyperia, Sinopia</i>	20	0.13 – 10.6	2.593	«
Amphipoda	25	0.05 – 29.7	3.17	«
«	29	0.037 – 4.1	5.525	«
«	23.5	0.6 – 22.5	5.07	Мусаева, Витек, 1975
«	1.9	0.4 – 269.5	0.365	Гигиняк (цит. по: Ивлева, 1981)
<i>Macronectopus branickii</i>	0.5	1.79	0.58	Галазий, 1980
«	4	2.41	0.86	«
«	7	2.97	0.99	«
«	10	1.8	1.17	«
<i>Themisto libellula</i>	8	13.5	1.30	Рearcy, 1993
«	10	13.5	1.50	«
<i>Gammarus sp.</i>	23	2.25 – 29.5	4.14	данные автора

По экспоненциальному уравнению легко рассчитать, применив уравнение Вант-Гоффа, температурный коэффициент Q_{10} , который имеет постоянное значение 2.24 в 10-градусных интервалах в пределах 5–30 °C. При расчете Q_{10} по ф-ле Аррениуса вводятся физические величины, такие как постоянная Больцмана k , и рассчитывается энергия активации атомов eV . Необходимо также скорость физиологического процесса выразить в энергетических единицах, в данном случае в единицах мощности ватт. Коэффициент b в линейном уравнении, характеризующий степень влияния фактора на процесс, и показывающий наклон линии в полулогарифмической системе координат, умноженный на постоянную Больцмана, дает величину энергии активации, которая у амфипод оказалась равной 0.58 eV. Эта величина сравнима со средним значением 0.6, определенным для беспозвоночных животных (Gillooly et al., 2001). По формуле расчета Q_{10} с учетом универсальной температурной зависимости e^{10E_i/kT_1T_2} были рассчитаны коэффициенты для 10-градусных интервалов температур, которые снижались с повышением температуры в интервале 5 – 30 °C от 2.31 до 2.13 (Рис. 4).

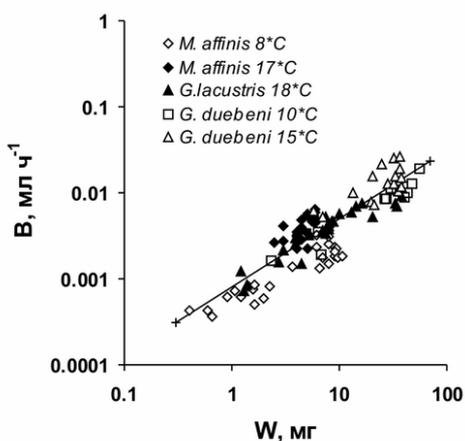


Рис. 1. Связь между скоростью обмена при разной температуре среды и массой амфипод

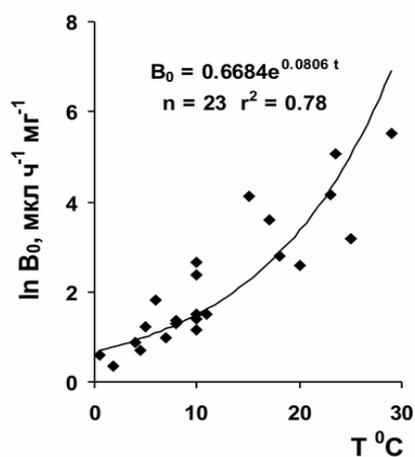


Рис. 2. Экспоненциальная зависимость интенсивности обмена у разных видов амфипод от температуры

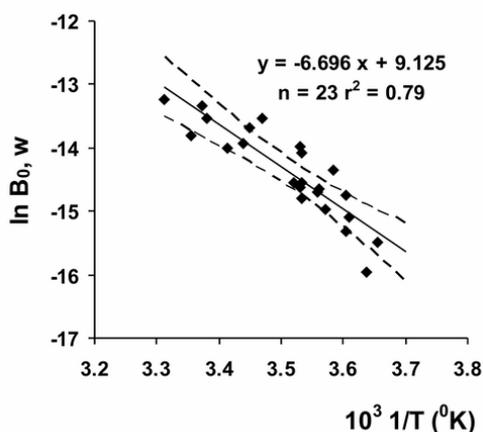


Рис. 3. Связь между интенсивностью обмена у разных видов амфипод и обратной величиной абсолютной температуры (масштаб полулогарифмический).

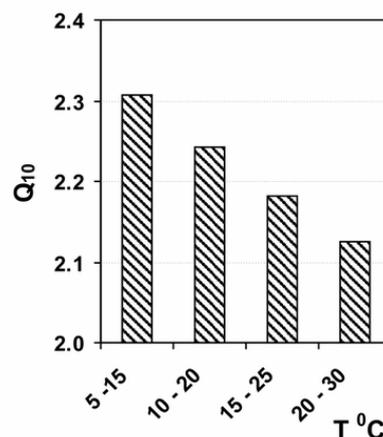


Рис. 4. Изменение значений Q_{10} , рассчитанных с учетом универсальной температурной зависимости, при повышении температуры.

Значения энергии активации μ , определенные для Crustacea, Mollusca (Ивлева, 1981) и для 8 видов, относящихся к Gastropoda (Аракелова, 1989), равны, соответственно, 14988 ± 0.119 , 12233 ± 0.742 и 9668 ± 0.699 кал моль⁻¹, что при расчете скорости метаболизма в ваттах составляет 0.65, 0.53 и 0.42 eV. Все эти значения попадают в диапазон значений энергий активации E_i , определенный для живых организмов в целом и для беспозвоночных в частности и могут быть использованы в модели, позволяющей сравнивать метаболизм разных видов независимо от массы животных и температуры.

Ранее отмечалось что «для биологических явлений правило Вант-Гоффа оказывается не всегда справедливо, и величина Q_{10} закономерно изменяется с температурой, т.к. одна и та же температура различно воздействует на разные органы или организмы», однако, этот коэффициент представляет собой удобную форму сравнения скоростей протекания биологических процессов (Алимов, 1981). Действительно, средняя величина значений $Q_{10} = 2.21 \pm 0.06$ мало отличается от рассчитанной по уравнению Вант-Гоффа постоянной величины $Q_{10} = 2.24$. Следовательно, в пределах оптимальных и толерантных температур, во избежание сложных расчетов с использованием физических констант с чрезвычайно малыми и большими численными значениями, можно продолжать пользоваться уравнением Вант-Гоффа, не забывая об ошибке до 15 % (Gillooly et al., 2001), которая может отличать расчетный результат от истинного значения.

Работа проведена на территории Беломорской биологической станции ЗИН РАН и поддержана грантами РФФИ НШ-1993.2008.4, «Биоразнообразие» и «Биоресурсы».

Литература

- Аболмасова Г.И., 1975. Траты энергии на дыхание и репродукцию яиц у *Gammarus olivii* из Черного моря // Биология моря. Вып. 33. Киев. Наукова думка. С. 68 – 73.
- Алимов А.Ф., 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Аракелова Е.С. Влияние температуры на скорость потребления кислорода гастроподами // Исследования водных экосистем. Тр. ЗИН АН СССР, Ленинград. Т. 205. С.140 – 146.
- Галазий С.Г., 1980. Интенсивность дыхания байкальской пелагической амфиподы *Macronectopus branickii* (Dyb.) // Гидробиол. ж. Т.16, № 5. С. 83 – 86.
- Ивлева И.В. 1981. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев. Наукова думка. 232 с.
- Мусаева Э.И., Витек З., 1975. Дыхательные планктонных животных экваториальной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 102. С. 358 – 364.
- Gillooly J. F., Brown J.H., West G. B., Savage V. M., Charnov E. L., 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate // Science. V. 293. P. 2248 – 2251.
- Ivanova M.B., 1972. The influence of temperature on the oxygen consumption by *Gammaracanthus lacustris* Sars (Amphipoda) // Pol. arch. hydrobiol. V. 19. No.3. P. 319 – 324.
- Percy J.A., 1993. Energy consumption and metabolism during starvation in the Arctic hyperiid amphipod *Themisto libellula* Mandt. // Polar Biology. V. 13. P. 549 – 555.

EFFECTS OF SIZE AND TEMPERATURE ON METABOLIC RATE IN SOME AMPHIPODS

E. Arakelova

Zoological Institute of RAS, St. Petersburg, Russia
e-mail: gambar@EA3784.spb.edu

The goal of this work was to define a combined effect of mass and temperature on the metabolic rate of amphipods within the natural range of temperature. Oxygen consumption rates of some marine and freshwater amphipods were measured at different natural temperatures ranging from 8 to 18 °C. The power of regression in the equations varies within 0.57 – 0.81. The mass-normalized respiration rate (ln Bo), as a function of inverse quantity of Kelvin temperature, was expressed as the linear equation $\ln Bo = 9.125 - 6696.2 / T$ ($n = 23$, $r^2 = 0.78$). Contrary to the accepted way of standardization of the rate of exchange which is achieved by division of rate on $W^{0.75}$, the regression coefficients in the equations were not led to the quarter-power, but represented the initial value. Temperature increases the metabolic rate, and the activation energy obtained from plot is 0.58 eV coincides with the mean value 0.6 eV defined for multi-cellular invertebrates (Gillooly et al., 2001). The energy activation for Crustacea in whole was defined earlier as $\mu = 14988 \text{ cal mol}^{-1}$ per degree (Ivleva, 1981) (or 0.65 eV). Taking into account

$UTD \rightarrow e^{E_i T_c / kTT_0}$ and $Q_{10} = e^{10E_i / kTT_0}$, it was determined that the temperature coefficients decrease in interval 5 – 30 °C from 2.3 to 2.1. Despite the low number of taxa used at calculation this equation can be used for comparison of metabolic rates of the amphipod species independently of mass and temperature.

ТРОФИЧЕСКИЕ НИШИ СИНТОПИЧЕСКИ ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ ПЕСКАРЕЙ (*GOBIO GOBIO* И *ROMANOGOBIO ALBIPINNATUS*)

О.Н. Артаев, А.Б. Ручин

Мордовский государственный университет, г. Саранск, Россия
e-mail: artaev@gmail.com

Результаты фаунистических исследований постоянно обновляются и дополняются, например, недавно белоперый пескарь *Romanogobio albipinnatus* был обнаружен в некоторых реках Мордовии, Воронежской, Ульяновской, Нижегородской и других областей. В связи с этим представляется интересным изучение экологии данного вида, который обитает совместно (симпатрично и синтопично) с хорошо известным и широко распространенным близким видом – обыкновенным пескарем *Gobio gobio*.

Материал был собран мальковой волокушей (длина 6 м с ячейей 6 мм) и бреднем (длина 10 м с ячейей 8 мм, в мотне – 6 мм). Пойманные особи сразу фиксировались в 4%-ном растворе формалина. Трофические ниши пескарей анализировались из следующих местообитаний, расположенных в правобережье средней Волги: р. Сура – Мордовия (Большеберезниковский район, биостанция МГУ); р. Мокша – Мордовия (Ковылкинский район, д. Слободиновка). р. Клязьма – Владимирская обл. (Собинский район, д. Вал). Дальнейшая обработка проходила в лабораторных условиях. Рыбу взвешивали на электронных весах с точностью взвешивания 0,001 г, с помощью штангенциркуля измеряли стандартную длину (SL). Возраст определяли по чешуе с использованием бинокуляра, пол определяли по гонадам. При вскрытии извлекали желудочно-кишечный тракт. Определяли степень наполнения каждого отдела кишечника (передний, средний, задний) по пятибалльной шкале (Зиновьев, 2003). Содержимое всего ЖКТ взвешивали на весах, затем под бинокуляром определяли качественный состав потребленных организмов. Т.к. пища у пескарей довольно сильно повреждена (что объясняется наличием глоточных зубов), содержащиеся в пище экземпляры определялись с точностью до отряда, а в отряде Diptera до семейства. Обычно выборка с одного места обитания составляла более 70 экз. (в сумме обработано 222 экз.).

При изучении перекрывания трофических спектров использовали индекс Мориситы:

$$C\lambda = \frac{2 \sum (p_{ih} p_{jh})}{\sum p_{ih}^2 + \sum p_{jh}^2}$$