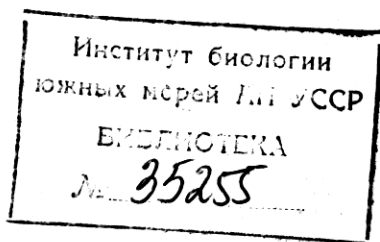


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

РОЛЬ ДЕТРИТА И ГУМУСА В ПИТАНИИ И БАЛАНСЕ ЭНЕРГИИ ВЕСЛОНОГО РАЧКА

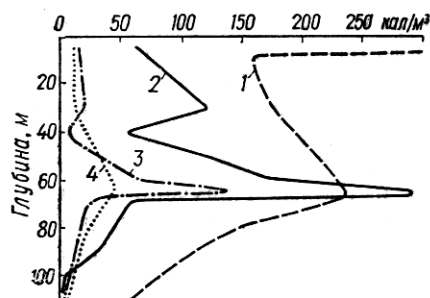
Undinula darvini Scott.

Т. С. Петина, А. В. Монаков, А. П. Павлютин,
Ю. И. Сорокин

В настоящее время все большее внимание уделяют исследованию роли детрита и гумуса в круговороте органического вещества в море. Большинство авторов отмечает, что содержание мертвого взвешенного органического вещества в открытых водах морей и океанов значительно превышает общее количество живых организмов (Финенко, Остапеня, 1971). Установлено, что все планктонные водоросли, животные и бактерии составляют вместе 10—20% общей массы взвешенной органики. Эти выводы сделаны, главным образом, на основании сопоставления сборов взвеси, фито-, бактерио- и зоопланктона по стандартным горизонтам и слоям. Полученные таким путем материалы в большинстве случаев дают нивелированные результаты, которые могут значительно отличаться от истинных.

В последние годы исследователи обнаружили, что планктон и взвесь в морях и океанах распределяется очень неравномерно. Непрерывное вертикальное зондирование водной толщи при помощи прибора, измеряющего интенсивность биолюминесценции, и одновременный отбор проб планктона и взвеси позволили обнаружить в разных морях при достаточно устойчивой стратификации вод существование тонких, но очень богатых органическим веществом слоев (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971). Чередование богатых и бедных слоев в море по вертикали представляет собой обычную картину. По материалам 44-го и 50-го рейсов нис «Витязь» в тропическую зону Тихого океана (данные Е. А. Романкевича, З. З. Финенко, О. И. Кобленц-Мишке, Ю. И. Сорокина, Л. А. Ланской и др.) мы провели сопоставление концентраций разных форм живого и мертвого органического вещества отдельно по исследованным тонким слоям и во всей водной толще до 100 м. Оказалось, что соотношение разных форм органического вещества в морях с учетом всех обогащенных слоев несколько отличается от того, какое было принято прежде. Роль живых организмов в общей массе органики в отмеченных слоях может значительно возрастать, а мертвого взвешенного органического вещества (детрита) — резко падать. Примером характерного вертикального распределения разных форм органики в устойчивых водах могут быть данные, полученные на полигоне № 3, станция 6490 (08°12'6" N, 120°24'2" E (50-й рейс нис «Витязь») (рисунок). Так, на глубине 5 м количество детрита равнялось 83% всего органического вещества, а на глубине 65 м — только 23%. В 100-метровом столбе воды в этом районе детрит составлял примерно 63% всей живой и мертвой органики. Аналогичная картина наблюдалась и в других районах тропической зоны океана.

Состав детрита тропических вод изучен еще слабо. По данным З. З. Финенко и А. П. Остапени (1971), отношение органического углерода к белковому азоту и органическому фосфору во взвешенном веществе в среднем для слоя 0—1300 м оказалось равным 100 : 8 : 2. Однако в отмеченных тонких обогащенных слоях роль белкового азота значительно возрастает, в результате чего отношение С : N : Р также меняется — 100 : 15,1 : 2,5 и 100 : 13,3 : 1,0. Полученные для таких отдельных слоев соотношения органического углерода, белкового азота и органического фосфора во взвешенном веществе приближаются к таковым в живом планктоне — 100 : 17,7 : 2,45 (Fleming, 1940).



Вертикальное распределение органической взвеси (1), биомассы фитопланктона (2), бактерий (3) и зоопланктона (4) в тропической зоне Тихого океана (ст. 6490).

Следовательно, на этих глубинах основную роль во взвеси играет живой планктон.

Известно, что взвешенное органическое вещество состоит из нестойкой, способной окисляться, и стойкой, практически неподверженной окислению, фракций. Большое значение в круговороте органического вещества в море имеет именно нестойкая фракция органической взвеси, так как только эта ее часть, вследствие возможности окисляться, служит полезной пищей живым организмам.

Ориентировочные расчеты показали, что количество взвешенного органического вещества, способного окисляться, в тропических водах на всех глубинах составляет 60—70% общей массы взвеси и что все нестойкое органическое вещество последней при температуре 30°С окисляется за 1,5 суток (Финенко, Остапени, 1971). На долю же стойкой, неокисляющейся органической взвеси (или крайне медленно окисляющейся), главным образом взвешенного гумуса, приходится в открытых водах тропической зоны океана по предварительным данным 30—40% всей взвешенной органики.

Из всего сказанного видно, что по количественному содержанию и химическому составу роль детрита и гумуса в открытых водах морей и океанов и в частности в тропических морях велика.

При изучении функционирования морских экосистем очень важно знать, в какой степени детрит и взвешенный гумус участвуют в продукционных циклах отдельных популяций и трофических уровней сообществ, а также в круговороте органического вещества в морях в целом. В последнее время по этим вопросам начинают накапливаться материалы (Петипа, Павлова, Миронов, 1970). Особенно много внимания уделяется изучению пищевой роли детрита и гумуса в пресных водоемах (Павлютин, Остапени, 1970; Есипова, 1971; Печень-Финенко, Остапени, 1972). Для тропических

морей сведений о пищевом значении мертвого взвешенного органического вещества практически нет.

Целью настоящей работы было выяснить роль детрита и гумуса в питании и энергетическом балансе одного из наиболее распространенных тропических веслоногих ракообразных — *Undinula darwini*. Работа проводилась с помощью радиоуглеродного метода. Описание методики постановки экспериментов проведено в работах Петипа, Павловой, Сорокина (1971) и Петипа, Монакова, Павлютина, Сорокина (см. наст. сборник).

Детрит и гумус для экспериментов готовили следующим образом. Для приготовления детрита использовали культуры меченых одноклеточных водорослей. Водоросли освобождали от меченой среды. Для этого их осаждали на мембранные фильтры и тщательно промывали фильтрованной морской водой. Затем мягкой кисточкой смывали водоросли с фильтров и доводили их концентрацию до $\sim 5\text{--}10$ мг сухого вещества на 1 л, после чего убивали кратковременным нагреванием до $70\text{--}80^\circ\text{C}$. Убитые водоросли на несколько дней помещали в темноту при $2\text{--}3^\circ\text{C}$. Периодически их энергично перемешивали для поддержания в воде, в которой они разлагались, аэробных условий. Приготовленный таким образом детрит сохраняли в холодной камере при $2\text{--}3^\circ\text{C}$ в течение 10 дней и использовали в экспериментах.

Взвешенный гумус готовили из цистозиры, которую метили $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$ в морской воде в течение 2—3 суток. Затем водоросли отмывали от меченой среды и убивали нагреванием до 80°C . В течение года меченая цистозира разлагалась в аэробных условиях. После этого разложившиеся талломы водоросли обрабатывали 1,0 н. раствором NaOH при нагревании до 100°C . Из экстракта центрифугированием отделяли фракцию сырых гуминовых кислот в виде коричневого раствора, который затем подкисляли HCl до $\text{pH} \sim 2$ и вновь осаждали центрифугированием. Полученный осадок растворяли в щелочи (1,0 н. NaOH) и снова дважды переосаждали. Выделенные сырые гуминовые кислоты в виде осадка («ГКС») многократно промывали подкисленной водой и высушивали. Далее сухой порошок растворяли в слабой щелочи. В щелочной раствор гуминовых кислот помещали сефадекс-анионообменник типа ДЭАЭ. Гуминовые кислоты сорбировались на ДЭАЭ, полученную взвесь отмывали морской и дистиллированной водой, после чего использовали в опытах. Препарату присвоен индекс «СГ-взвесь» или «сырой гумус взвешенный». Приготовленный гумус сохраняли в сухом виде (гумус получен К. М. Хайловым).

Концентрации детрита и гумуса, использованных в качестве пищи, были выбраны достаточно высокими: в 1000 раз выше природных. Таким путем удастся избежать отрицательного влияния концентраций пищи на интенсивность ее потребления. Эксперименты по определению роли детрита и гумуса в энергетическом балансе *Undinula* проводились в дневное время. Для получения суточных показателей элементов баланса найденные в кратковременных опытах исходные

величины потребления и расхода рачком энергии были умножены на определенные коэффициенты, зависящие от суточного ритма интенсивности и переваривания пищи. Первый коэффициент —

Таблица 1

Исходные компоненты энергетического баланса (накопленное в теле вещество — R_2 ; выделенная CO_2 — r_c ; фекалии — r_s ; выделенное органическое вещество — r_d ; рацион — R_1) *Undinula darwini* в кратковременных опытах при кормлении детритом и гумусом при 27–28°C (в кал $\times 10^{-4}$)

Вид корма	Концентрация корма, частиц/л (размер)	Число животных в опыте	R_2	r_c	r_s	r_d	R_1
Детрит из <i>Amphidinium</i>	21 000 ($\varnothing$ 0,5 мм)	10	3,63	1,98	10,67	0,23	16,51
То же		10	3,75	2,57	7,83	0,79	14,94
» »		11	2,36	1,55	5,89	0,23	10,03
В среднем		10	$3,25 \pm 0,44$	$2,03 \pm 0,29$	$8,13 \pm 1,41$	$0,42 \pm 0,18$	$13,83 \pm 2,3$
Гумус «СГ-взвесь»	165 400 ($\varnothing$ 0,125 мм)	9	0,07	0,048	0,05	0,14	0,74
То же		10	0,04	0,13	0,08	0,09	0,34
» »		10	0,03	0,32	0,08	0,06	0,49
В среднем		10	$0,05 \pm 0,01$	$0,31 \pm 0,17$	$0,07 \pm 0,01$	$0,10 \pm 0,02$	$0,5 \pm 0,21$

множитель (1,4) был определен из материалов по питанию *Undinula* смешанной пищей (Петипа и др., табл. 2, см. наст. сборник). С его помощью исходные компоненты баланса, полученные в дневное время, были приведены к среднесуточным значениям. Второй коэффициент-множитель (32,6) связан со временем переваривания пищи и показывает, сколько раз в течение суток обновляется сред-

нее содержимое кишечника. Было принято, что среднесуточное время переваривания детрита и гумуса немного меньше, чем растительной пищи, и равно 45 мин.

Результаты определений исходных компонентов энергетического баланса при питании *Undinula* детритом и гумусом представлены в табл. 1, суточных показателей баланса — в табл. 2.

Оценивая роль детрита и гумуса в питании тропических копепоид на примере *Undinula*, можно видеть (табл. 2), что свежеприготовленный детрит из мелких перидиниевых водорослей потребляется в 22 раза (38% веса тела) интенсивнее старого детрита — гумуса (1,7%). Суточный рацион рачков, питающихся смешанным живым кормом, примерно в 2,2 раза выше рациона рачков, содержащихся на детрите, и в 50 раз выше их рациона на гумусе (табл. 3).

По данным Паффенхофера и Стрикленда (Paffenhöfer, Strickland, 1970), бесструктурный детрит, собранный в Тихом океане глубже эвфотической зоны, или, иначе говоря, гумус, копеподами не потреблялся.

Степень усвоения свежего детрита и гумуса различна. Количество усвоенного вещества при кормлении копепоид детритом почти вдвое ниже всей неусвоенной пищи, а при кормлении гумусом это соотношение обратно. Иначе говоря, эффективность усвоения гумуса оказалась более высокой (70%), чем свежего детрита (38%). Интересно, что количество твердых выделений (фекалий) по сравнению с жидкими выделениями при детритном корме очень высоко, а при потреблении гумуса — примерно одинаково (табл. 2), т. е. основная масса неусвоенной пищи при детритном питании образована, главным образом, за счет твердых фекалий. Большой процент твердых остатков в непереваренной пище при потреблении детрита был, очевидно, вызван крайне быстрым пропусканием отдельных порций пищи через кишечник при большом избытке корма и высоким содержанием плохо усваиваемой золы в свежем детрите. Это и понятно. При разрушении клеток водорослей (в условиях низкой температуры и небольшого количества бактерий) их жидкое содержимое —

Таблица 2

Суточные показатели элементов пищевого баланса *Undinula darwini*
 R_c — траты на дыхание; U — усвоенное вещество; R_s — фекалии; R_d — выделенная

Размер, мм и вес (в кал/экз) потребителя	Вид и концентрация корма, кал/л	Число опытов	C_d		R_c		U	
			кал	%	кал	%	кал	%
2,0	Растительный детрит	3 (10) *	0,0148	8,9	0,0093	5,6	0,0241	14,4
0,167	955,5							
1,9	Гумус,	3 (10)	0,00021	0,15	0,00141	1,0	0,00162	1,1
0,142	188,5							

* Количество животных в опыте.

при кормлении детритом и гумусом (C_d — накопленное в теле вещество; растворенная органика; F — неусвоенное вещество; R — рацион (в кал и % веса тела)

R_s		R_d		F		R		$\frac{U}{R} \cdot 100$	Пищевые потребности	
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	%	%	кал
0,0371	22,2	0,0019	1,1	0,0390	23,3	0,0631	37,7	38	23	0,038
0,00032	0,22	0,00044	0,31	0,00076	0,53	0,00238	1,7	70	24	0,034

Таблица 3

вселомогим рачком *Undinula darwini*

			Число опытов	Рацион		Усвоенное вещество	
Вес, кал/экз	Концентрация, кал/л	кал/экз		% веса тела	кал/экз	% веса тела	
0,06 0,315 · 10 ⁻⁶ 0,279 · 10 ⁻⁶	1,8 0,374 0,164	6(13) * 6(14) 6(11)	0,10766 ± 35% 0,0752 ± 34% 0,02998 ± 23%	43 30 12	0,06761 0,04562 0,01749	27 18 7	
			Полный рацион 0,21288 ± 33% 0,06304 ± 17%	85 38	Всего усвоено 0,13072 0,02407	52 14	
0,0455	955,5 (21 000 частиц/л)	3(10)					
0,00114	188,5 (165 400 частиц/л)	3(10)	0,00239 ± 39%	1,7	0,00163	1,1	

* Количество животных в опыте.

плазма вымывается в среду и растворяется, а твердые остатки мягких тканей и особенно кремневых или хитиноидных оболочек сохраняются, что и повышает содержание в детрите зола. По данным Остапни и других (1968), содержание сухого вещества в 10—15-дневном детрите равно 40, а зола в сухом веществе 40—50%. В нашем гумусе твердых остатков зола значительно меньше (35,2%), и поэтому общее количество неусвоенной пищи при его потреблении невелико.

Некоторую роль в повышении усвоения гумуса может играть то обстоятельство, что рачкам при неинтенсивном питании и небольшом количестве потребленной пищи, очевидно, выгоднее для удовлетворения своих потребностей медленнее пропускать корм через кишечник и полнее его усваивать. Такое повышение усвояемости было отмечено у *Pleuromamma* при слабом потреблении растительного корма (Петипа и др., 1971).

Таким образом, анализ полученных материалов показал, что свежий детрит в питании *Undinula darwini* играет практически такую же роль, как и живые водоросли, значение же гумуса ничтожно (табл. 3). При сопоставлении теоретических пищевых потребностей *Undinula*, рассчитанных по потреблению кислорода в тех же условиях, с количеством усвоенной пищи, оказалось, что за счет свежего детрита и гумуса эти потребности не удовлетворяются. Удовлетворение потребностей копепоид из тропических устойчивых вод обеспечивается потреблением смешанной пищи и, в первую очередь, животной.

Твердые выделения (фекалии) при потреблении свежего детрита значительно обильнее (в 22 раза) жидких выделений, что, очевидно, обусловлено резко избыточным питанием и большим содержанием в детрите зола. Такое же резкое преобладание твердых

фекалий в неусвоенной пище иногда наблюдается при растительных кормах. При потреблении животной пищи и гумуса количества твердых и жидких выделений чаще всего приравниваются.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Есипова М. А. Роль детрита в питании некоторых *Cladocera*. Автореф. канд. дис. М., 1971.
- Остапеня А. П. Калорийность водных беспозвоночных животных и энергетическая оценка взвешенного органического вещества в водоемах. Канд. дис. Минск, 1968.
- Павлютин А. П., Остапеня А. П. Деструкция органического вещества детрита. — В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. «Наука» М., 1972.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Миронов Г. Н. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря. — В кн.: Биология моря, вып. 19. «Наукова думка», К., 1970.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических копепоид. — См. наст. сборник.
- Печень-Финенко Г. А., Остапеня А. П. Трансформация вещества и энергии популяцией *Eudaptomus graciloides* при низких температурах. — В кн.: Материалы симп. «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных». «Наукова думка», К., 1972.

- Финенко З. З., Остапеня А. П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного полушария Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Fleming R. H. The composition of plankton and units for reporting population and production.— Proc. 6th Pacific. Sci. Congr. Vancouver, 1940. 3.
- Paffenhöfer G. A., Strickland J. D. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on Detritus.— Marine Biology, 1970, 5, 2.

ROLE OF DETRITUS AND HUMUS IN NUTRITION AND ENERGY BALANCE OF *UNDINULA DARWINI* SCOTT

T. S. Petipa, A. V. Monakov, A. P. Pavlyutin, Yu. I. Sorokin

Summary

The article deals with vertical distribution and ratio of detritus, humus and live organisms in the Pacific tropical waters. The role of fresh detritus and old humus in the *Undinula darwini* energy balance is studied. It is found that fresh detritus (14% of body weight) is of the same importance for copepod nutrition as live algae (18%), and at the expense of humus (1.7% of body weight) the copepods meet only 1/17 portion of their respirative requirements. But efficiency of humus assimilation is twice as high as that of detritus. With detritus intake the indigested food is represented mainly by hard excrements feces. The daily ration of copepods fed on mixed (plant and animal) food which meets completely their food requirements is 2.2 times as high as that of copepods consuming detritus only and 50 times as high as their humus ration.

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА И ПОДВИЖНОСТЬ В ОПЫТНЫХ УСЛОВИЯХ У НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ ТРОПИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА

Е. В. Павлова

Измерения величин дыхания у представителей планктона тропических вод до сих пор проводились главным образом для наиболее массовой группы — отряда Copepoda (Павлова, 1967; Шушкина, Виленкин, 1971). Первая из указанных работ выполнена с копеподами тропической части Атлантического океана, вторая — с копеподами тропической части Тихого океана, причем, как показали расчеты, практически результаты исследований скорости дыхания копепод тропической части Атлантического и Тихого океанов совпали. Что касается представителей систематических групп, обитающих в планктоне тропических районов Мирового океана, то сведений по величинам дыхания большинства из них в литературе крайне мало (Riley, Gorgy, 1948; Small, Hebard, 1967; Pearcy, Small, 1968; Шушкина, Кузьмичева, Остапенко, 1971; Грузов, 1972). Определение же энергетических расходов на дыхание у таких групп животных, как Amphipoda, Appendicularia, Siphonophora, Salpae, Sagitta и других, имеет важное значение для выявления их роли в круговороте энергии тропического планктонного сообщества в целом.