

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

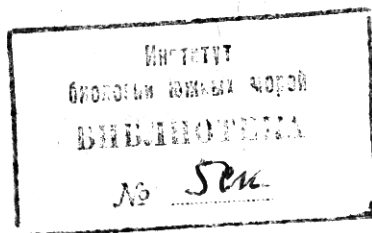
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 39

ВОПРОСЫ ГИДРОБИОЛОГИИ ПЕЛАГИАЛИ
И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД
ЮЖНЫХ МОРЕЙ



6. *Ивлев В. С.* О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, 47, с. 267—277.
7. *Ивлев В. С.* Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн. 18, 1939, с. 308—318.
8. *Иерусалимский Н. Д.* Основы физиологии микробов.— М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 1—242.
9. *Красс А. Е.* Морская микробиология (глубоководная). М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 1—452.
10. *Лягина Н. М., Кузнецов С. И.* Определение интенсивности дыхания у некоторых видов водных бактерий при различных температурах в лабораторных условиях.— Микробиология, 1937, 6, 1, с. 21—27.
11. *Работнова И. Л., Иванова И. И.* Рост и развитие микробных культур.— Успехи микробиологии, 1971, 7, с. 67—107.
12. *Сорокин Ю. И.* Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971, с. 92—122.
13. *Сорокин Ю. И., Чердынцева Л. М.* Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 22(25), 1971, с. 27—34.
14. *Чепурнова Э. А.* Интенсивность потребления кислорода в пробах фильтрованной воды из различных районов Черного и Средиземного морей.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном и Черном морях. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 108—116.
15. *Чепурнова Э. А.* Скорость дыхания бактерий в пробах воды из приустьевых районов Черного и Средиземного морей.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном и Черном морях. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 117—125.
16. *Buchanan K. E., Fulmer E. I.* Physiology and biochemistry of bacteria. Baltimore, 1930.
17. *Johnson F. H.* The oxygen uptake of marine bacteria.— J. Bacteriol., 1936, 31, p. 547—548.
18. *Morowitz H. J.* Energy requirements for bacterial motility.— Science, 1954, 119, 3087, p. 286.
19. *Tezuka J.* A method for estimating bacterial respiration in natural water.— Jap. J. Ecol. 1968, 18, 2, p. 60—65.

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

Поступила в редколлегию
10.IX 1975 г.

УДК 591.132 : 531.31

Г. А. Печень-Финенко, Т. В. Павловская

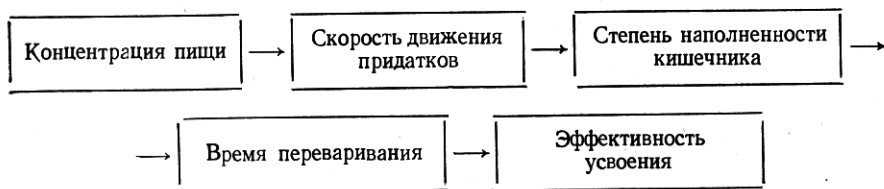
О МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ УСВОЕНИЯ ПИЩИ У МОРСКОГО ВЕСЛОНОГО РАЧКА *ACARTIA CLAUDI* (GIESBR.)

Для количественной характеристики участия планктонных ракообразных в процессах трофодинамики в водоемах большой интерес представляет взаимосвязь между концентрацией пищи и эффективностью ее усвоения животными.

Одни исследователи отмечают существование у планктонных ракообразных обратной связи между усвояемостью и концентрацией пищевых частиц [15, 17, 22, 24, 28], другие указывают на постоянство величины усвояемости в широком диапазоне концентраций корма [21, 23]. Однако обращает на себя внимание то обстоятельство, что та или другая из этих закономерностей характерна для определенных видов. Так, влияние концентрации пищи на эффективность ее усвоения наблюдается, как правило, у таких ракообразных, как *Daphnia*, *Artemia*, а постоянство эффективности усвоения — у видов родов *Calanus*, *Acartia* и т. д. У животных первой группы, которых можно назвать автоматическими фильтраторами, единственным способом питания является фильтрация с помощью грудных ножек; она представляет собой непрерывный процесс, так как одновременно с питанием должна обеспечивать и дыхание животных. Ракообразные второй группы (в дальнейшем мы будем называть их животными с селективным питанием) могут наряду с фильтрацией активно захватывать пищевые частицы [3, 8, 7, 21, 4].

В результате анализа большого количества опубликованных и собственных данных о зависимости эффективности усвоения от концентрации и количества потребленного корма мы достаточно четко установили два вида связи, в зависимости от способа питания животных [10, 11]. Животные, способные к отбору и активному захвату пищевых частиц, сохраняют постоянство эффективности усвоения в широком интервале рационов и концентраций пищи. В противоположность этому у автоматически фильтрующих животных увеличение концентрации и пищевого рациона приводит к снижению эффективности усвоения.

Эффект влияния концентрации пищи на эффективность усвоения есть результат действия достаточно сложного механизма (см. схему).



На наш взгляд, он заключается в следующем: заданная концентрация пищи, по-видимому, определяет скорость движения пищевых придатков (в случае автоматических фильтраторов), или частоту захвата пищевых частиц (в случае животных с селективным питанием). С последней связана степень наполненности кишечника, или разовый рацион, от которого в свою очередь зависит время переваривания пищи. Время переваривания является показателем, непосредственно определяющим эффективность усвоения данного вида пищи в конкретных условиях.

Цель нашей работы — изучить механизм регуляции эффективности усвоения при изменении пищевых условий у животных с селективным питанием, то есть получить количественную характеристику отношений между концентрацией пищи, степенью наполненности кишечника, временем переваривания и эффективностью усвоения. В качестве модельного объекта выбран веслоногий рачок *Acartia clausi* как типичный представитель планктонных животных, активно захватывающих пищу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Время переваривания предлагаемой в качестве пищи водоросли *Peridinium trochoideum* определено радиоуглеродным методом (по динамике метки в фекалиях питавшихся меченым кормом животных после пересадки их на немеченую пищу). Подробно методика определения времени переваривания дана в работе Печень-Финенко и др. [14]. Эффективность усвоения пищи определяли в балансовых радиоуглеродных опытах по не раз использованной нами схеме [5, 14].

Животных содержали на меченой пище 20—30 мин, на немеченой — 1,5 ч. Опыты проводились при температуре от 22 до 1°С. Все величины получены за 20—30 мин эксперимента без приведения их к суточным показателям.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Время переваривания водорослей акарцией при энергетических эквивалентах биомассы, отличающихся почти в 50 раз (от 0,4 до 19,8 кал·л⁻¹), увеличивалось в 6,4 раза (от 14 до 90 мин), при этом четкой зависимости его от концентрации не установили (рис. 1). Практически одинаковые величины получены при крайне различных концентрациях: максимальные — при 0,4 и 9,8 кал·л⁻¹, минимальные — при 1,2 и 19,8 кал·л⁻¹.

В последнее время показано, что недоучет жидкой экскреции может привести к значительным ошибкам в определении эффективности усвоения, особенно при низких величинах усвояемости [6]. Поэтому, чтобы выяснить закономерности усвоения пищи, важно определить роль жидких продуктов обмена в превращении энергии планктонными ракообразными. Доля жидких фекалий (от общей их суммы) при различных концентрациях водорослей у *Acartia* изменяется обратно пропорционально количеству потребленной и assimилированной пищи. Их доля велика лишь при очень низких концентрациях (меньше $0,5-1 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$); в диапазоне $1,0-11 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$ она достаточно стабильна и составляет около 5% (рис. 2).

Значительно большая роль РОВ в суммарном выведенном веществе, показанная нами раньше [14], была обусловлена тем, что в длительных экспериментах в состав выделенных продуктов обмена включается часть усвоенного органического вещества. Величина усвояемости в интервале концентраций $0,25-11,0 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$, определенная с учетом жидких продуктов обмена, оказалась достаточно стабильной (рис. 3,верху).

Функциональная связь между эффективностью усвоения и концентрацией пищи имела характер прямой с некоторым углом наклона (до-

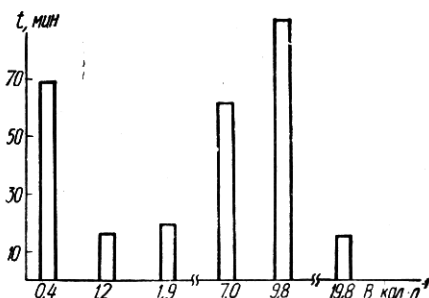


Рис. 1. Зависимость между временем переваривания водорослей *Acartia clausi* и концентрацией этих водорослей.

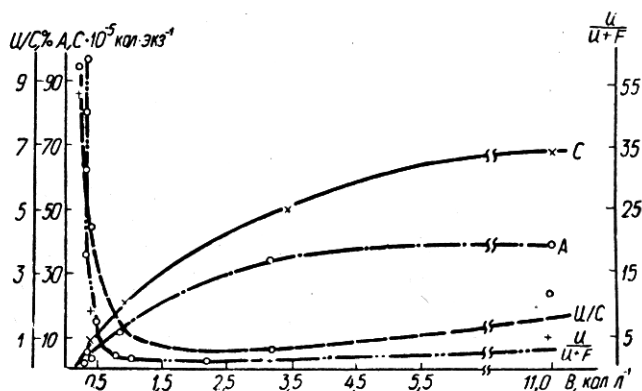


Рис. 2. Зависимость величины потребления, усвоения и выведения пищи от концентрации ее в среде:

C — потребленная пища, A — усвоенная, $\frac{U}{C}$ — процент жидких фекалий от потребленного количества пищи, $\frac{U}{U+F}$ — то же, от общего количества неусвоенной энергии.

стоверно не отличающимся от нуля): $a=0,66-0,01 \times$ (a — эффективность усвоения, x — концентрация, $\text{кал} \cdot \text{л}^{-1}$). Коэффициент корреляции между исследуемыми величинами равен $-0,077$. Низкое относительное количество выделенных растворенных метаболитов и его постоянство в широком интервале концентраций не внесли значительных изменений в общий характер связи между эффективностью усвоения и пищевой концентрацией (рис. 3, внизу).

Низкий коэффициент корреляции ($r=0,305$) между эффективностью усвоения и количеством потребленного корма свидетельствует об отсутствии закономерной связи между ними (рис. 4). Сохраняя постоянство усвояемости во всем исследованном интервале концентраций,

рачки увеличивают количество ассимилированной пищи по мере увеличения концентрации до $3,0 - 3,5 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$ за счет увеличения количества потребленного корма. Стабилизация скорости потребления при концентрациях более $3,0 - 3,5 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$ приводит к стабилизации скорости ассимиляции, то есть количества ассимилированной пищи (рис. 2).

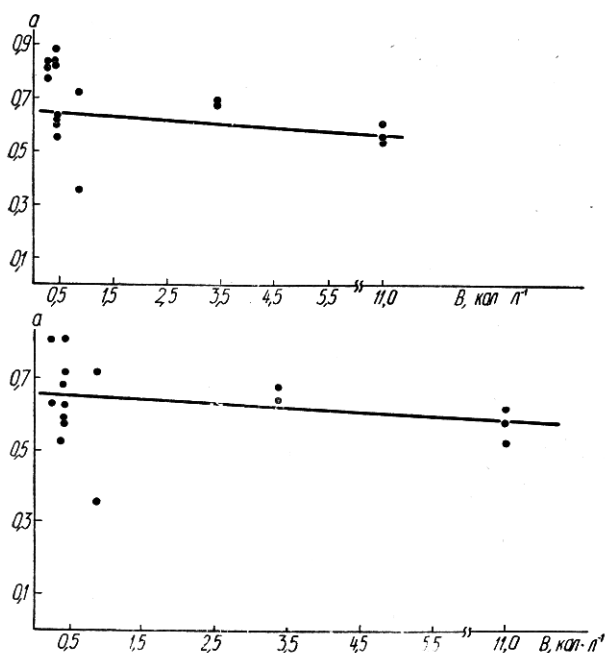


Рис. 3. Эффективность усвоения пищи в зависимости от концентрации у *Acartia clausi*:
вверху — с учетом, внизу — без учета жидких продуктов обмена.

При сопоставлении эффективности усвоения с соответствующим данной концентрации временем переваривания водорослей связи между ними мы не обнаружили. Вероятно, причиной этому — большая вариабельность последней.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из приведенных экспериментов следует, что *Acartia* поддерживает постоянство количества ассимилированной пищи в широком диапазоне концентраций путем регуляции потребления, усваивая корм с максимально возможной определенной для данного вида животных и корма эффективностью. Высокая степень регуляции потребления и способность животных изменять тактику пищедобывания, регулируя таким образом количество потребленного корма, показана также для видов рода *Calanus* при селективном способе питания [2, 7]. Такая же закономерность была показана нами ранее для *Diaptomus graciloides*, *Neomysis mirabilis* [12, 13]. Анализ литературного и собственного материала, включающий большое количество видов планктонных животных, показал, что изменение количества ассимилированной пищи идет при сохранении постоянства эффективности усвоения (рис. 5).

По-видимому, способность сохранять постоянной степень утилизации в разных пищевых условиях может рассматриваться как характерная для всех животных, активно захватывающих пищу.

Вероятно, время нахождения пищи в кишечнике, или время переваривания, не является прямым показателем степени ее усвоения. Об-

ращает на себя внимание очень короткое время прохождения пищи у *Acartia* (до 14 мин). Близкие к полученным нами величины приводят Хани [25] в целом для фильтраторов пресноводного зоопланктона при естественной концентрации водорослей (10—12 мин), Бонд [18], Бернс и Риглер [19] — для видов рода *Daphnia* на избыточных концентрациях пищевых объектов (4—7 мин), Маршалл и Опп [27] для *Calanus finmarchicus*, также при избытке пищи (5—10 мин). Тот факт, что зависимость между временем переваривания и концентрацией пищи не была обнаружена нами у *Acartia*, не может рассматриваться как доказательство отсутствия этой зависимости. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о существовании обратной зависимости между этими двумя величинами у целого ряда животных [29]. Возможно, полученный нами результат — следствие некоторых особенностей физиологического состояния животных во время опыта, неоднородности материала и т. д. Для выяснения этого необходимы дополнительные исследования.

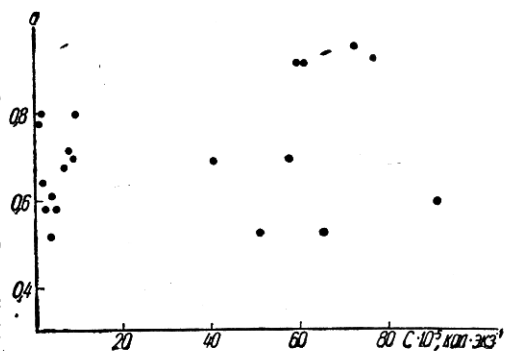


Рис. 4. Эффективность усвоения и количество потребленного корма у *Acartia clausi*.

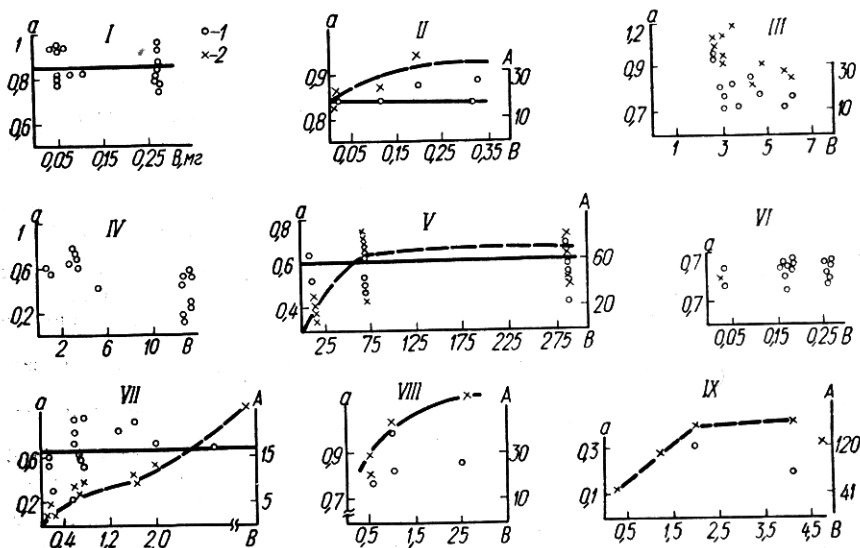


Рис. 5. Связь между количеством ассимилированной пищи (А), эффективностью усвоения (а) и концентрацией (В) у животных с селективным питанием: I — эффективность усвоения, 2 — ассимилированная пища. I — *Euphausia pacifica* [26]; II — *Neomysis mirabilis* (А — $\text{мг} \cdot 10^{-3}$ на 1 экз. в сутки) [13]; III — *Calanus helgolandicus* (А — $\text{мг} \cdot 10^{-3}$ на 1 экз. в сутки) [22]; IV — *C. hyperboreus* [21]; V — *C. finmarchicus* (А — $10^{-3} \text{ имп} \cdot \text{мин}^{-1}$ на 1 экз. в сутки) [22]; VI — *C. finmarchicus* [23]; VII — *Acartia clausi* (А — $\text{мг} \cdot 10^{-3}$ на 1 экз. в сутки) [9]; VIII — *Diaptomus graciloides* (а — $\text{мг} \cdot 10^{-2}$ на 1 экз. в сутки) [12]; IX — *Diaptomus* sp. (А — $\text{мг} \cdot 10^{-3}$ на 1 экз. в сутки) [4]; В — мг сухого вещества на 1 л.

Тем не менее очень важно, что при столь коротком времени прохождения пищи по кишечнику эффективность усвоения остается высокой и не снижается по мере увеличения концентрации.

С вопросом о зависимости между концентрацией пищи, количеством потребленного корма и эффективностью его усвоения связан вопрос

«избыточного питания». Согласно К. В. Беклемишеву [1], избыточное питание ведет к уменьшению эффективности усвоения при увеличении количества растительной пищи. Полученные в наших экспериментах большие величины эффективности усвоения (66%) у *Acartia* свидетельствуют об отсутствии избыточного питания в экспериментальных условиях, даже при концентрациях, намного превышающих природные.

Если большинство растительноядных пресноводных форм зоопланктона представлены автоматическими фильтраторами, то, напротив, морские планктонные фитофаги обладают смешанным способом питания, наряду с фильтрацией осуществляя активный захват частиц. В то время как размерный диапазон водорослей, потребляемых пресноводными фильтраторами, составляет от нескольких до 100 мкм (максимально 200—300 мкм), у морских ракообразных верхняя его граница доходит до 1 мм [16]. Потребление столь крупных пищевых частиц может идти лишь путем активного захвата, что дает возможность считать селективное питание, наряду с фильтрацией, основным способом добывания пищи у морских веслоногих ракообразных.

Способность регулировать количество потребленного и ассимилированного корма при сохранении высокой степени его усвоения, даже в условиях наличия большого количества пищи, может служить свидетельством высокой эффективности в использовании первичной продукции гетеротрофным звеном в морских экосистемах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев К. В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях.— Зоол. журн., 1954, 6, 1210—1217.
2. Виленкин В. Я., Перуева Е. Г. Питание *Calanus glacialis* Jashnov при разной концентрации водорослей.— ДАН СССР, 1970, 194, 4, 943—945.
3. Гутельмахер Б. Л. Питание пресноводных планктонных ракообразных.— Успехи современной биологии, 1974, 78, 2 (5), 294—312.
4. Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. Экспериментальные исследования питания Diaptomidae (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14} .— Труды Ин-та биол. водохр., 1961, 4 (7), 262—273.
5. Павловская Т. В., Павлютин А. П., Африкова С. Г., Царева Л. В. Потребление и трансформация энергии потребленной пищи у массовых форм тропического планктона.— В кн.: Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море, «Наукова думка», Киев, 1975.
6. Павлютин А. П. К методам определения усвояемости пищи у водных животных.— Зоол. журн., 1970, 49, 2, 288—293.
7. Перуева Е. Г. Экспериментальная оценка количественных характеристик питания копепод рода *Calanus*. Автореф. канд. дис., М., 1972.
8. Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus).— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. Москва, «Наука», 1967, 109—123.
9. Петипа Т. С., Сорокин Ю. И., Ланская Л. А. Исследования по питанию *Acartia clausi* Giesbr с помощью радиоуглеродного метода.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. К., «Наука», 1970, 166—182.
10. Печень-Финенко Г. А. Эффективность усвоения пищи планктонными ракообразными.— Экология, 1971, 3, 64—71.
11. Печень-Финенко Г. А. Влияние концентрации пищи на эффективность ее усвоения ракообразными с разным способом питания.— Гидробиол. журн., 1973, 9, 5, 97—104.
12. Печень-Финенко Г. А., Остапеня А. П., Бабицкий В. А., Павельева Е. Б. Потребление и использование пищи *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) в зимних условиях.— Экология, 1975, 1, 21—26.
13. Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В. Сравнительная оценка роли детрита и водорослей в питании мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniavsky).— Гидробиол. журн., 1975, 11, 39—44.
14. Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В., Дубилевич Л. Г. Время переваривания пищи и количественная оценка выделения жидких экскретов при питании *Acartia clausi* (Giesbr.).— В сб.: Биодинамические процессы в пелагиали моря, Киев, «Наукова думка», 1975, 65—71.
15. Суцеля Л. М. Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* (Z.).— Труды Севастоп. биол. станции, 1964, 15, 434—445.

16. *Суценья Л. М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, «Наука и техника», 1975, 206.
17. *Шушкина Э. А., Печень Г. А.* Рационы питания и усвоение пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом.— В кн.: Биол. основы рыбн. хоз-ва на внутренних водоемах Прибалтики, Минск, «Наука», 1964, 249—257.
18. *Bond R. M.* A contribution to the study of the natural food—cycle in aquatic environments with particular consideration of micro-organisms and dissolved organic matter.— *Bull. Bingham. Ocean. Collect.*, 1933, 4 (4), 1—159.
19. *Burns C. W., Rigler F. H.* Comparizon of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspension of yeast.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1967, 12, 3, 492—502.
20. *Conover R. Y.* Food relations and nutrition of zooplankton.— *Proceed. Sympos. on Experim. Mar. Ecol.*, 1964. Publ. 2. Grad. School. of Oceanogr. Univ. Rhode Island, 81—91.
21. *Conover R. Y.* Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kröyer).— In: Some contemporary studies in marine sciences (ed. H. Barnes). London, 1966, 187—194.
22. *Corner E. D. S.* On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding marine copepod, *Calanus helgolandicus* (Claus).— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1961, 41, 5—16.
23. *Corner E. D. S., Cowey C. B., Marshall S. M.* On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency *Calanus finmarchicus*.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1967, 47, 259—270.
24. *Gaudy R.* Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions.— *Mar. Biol.*, 1974, 25, 2, 125—141.
25. *Haney J. F.* An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1971, 16, 6, 970—977.
26. *Lasker R.* Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a Euphausiid Crustacean.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1966, 23, 9, 1291—1371.
27. *Marshall S. M., Orr A. P.* The biology of a marine Copepod.— *Springer Verlag. Berlin, Heidelberg*, 1972, 195.
28. *Richman S. M.* The transformation of energy by *Daphnia pulex*.— *Ecol. Monogr.*, 1958, 28, 273—291.
29. *Windell J. T., Norris D. O., Kitehell J. F., Norris Y. S.* Digestive response of rainbow trout *Salmo gairdneri* to pellet diets.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1969, 26, 7, 1801—1812.

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

Поступила в редколлегию
2.IX 1975 г.

УДК 597.08:552.3

В. Д. Чмыр, Н. В. Шадрин

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОУГЛЕРОДНОГО МЕТОДА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ И ОБМЕНА ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Определение отдельных элементов энергетического баланса водных организмов (обмена, рационов, количества усвоенной пищи) и изучение особенностей питания на изолированных особях в лабораторных условиях является одним из основных методологических направлений современной гидробиологии. Однако полученные таким путем результаты не всегда могут отражать истинные условия существования организмов в естественных сообществах в водоеме. Поэтому разработка методов определения параметров жизнедеятельности организмов в естественных условиях, особенно их продукции, остается важнейшей задачей. Рассмотрим предложенные способы ее решения при помощи радиоуглеродного метода.

Количество меченого вещества пищи C_y , накапливаемого водными живогными в простейших опытах с применением C^{14} , определяется по следующему уравнению [8]:

$$C_y = \frac{r}{r_1} C_1, \quad (1)$$