

ПРОДУКЦИЯ

ПРОДУКЦИЯ

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

*Вып. 19*

ПРОДУКЦИЯ И ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ  
В СООБЩЕСТВАХ ПЛАНКТОННЫХ  
ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии  
южных морей ДН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 6/4

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1970

Л и т е р а т у р а

V o l t e r g a V. *Principes de biologie mathematique.-  
Acta biotheoretica, 3, 1, 1957.*

И з л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб.  
Пищепромиздат, М., 1955.

Т е н В.С. О принципе лимитирующих факторов (в печати).

Х и н ч и н А.Я. Работы по математической теории мас-  
сового обслуживания. Физматгиз, М., 1963.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПИТАНИЮ ACARTIA CLAUSI  
G I E S B R . С ПОМОЩЬЮ РАДИОУГЛЕРОДНОГО  
МЕТОДА

Т.С.Петипа, Ю.И.Сорокин, Л.А.Ланская

В связи с тем, что в Черном море питание планктонных веслоногих раков исследовалось ранее только визуальными методами (Яновская, 1956; Петипа, 1959а, б, и др.), представляет интерес использовать для этой цели более точный метод меченых атомов. Сравнение результатов, полученных с применением различных методик для одних и тех же исследований, дает возможность оценить, с одной стороны, правильность этих результатов, с другой — выявить методические погрешности.

Метод меченых атомов был применен впервые для изучения питания морских планктонных веслоногих раков Маршалл (Marshall, 1952). Благодаря использованию радиоактивного фосфора и радиоактивного углерода ей удалось определить возможность поедания раками тех или иных водорослей, величины потребления и усвоения пищи и степень накопления усвоенного вещества отдельными тканями организма (например, яйцами).

Радиоуглеродный метод, примененный в настоящей работе, был разработан одним из авторов (Сорокин, 1966) для изучения различных сторон процесса питания пресноводных животных. Особое внимание было уделено изучению количественных зависимостей потребления и использования организмами различной пищи. В частности, предложенная методика дает возможность одновременно определить все основные компоненты пищевого балансового равенства. Эта методика в настоящее время может быть применена для экспериментального исследования энергетических превращений не только у отдельных организмов, но и у популяций и сообществ.

Описание радиоуглеродного метода в применении к морским организмам дано в статье Е.В.Павловой и Ю.И.Сорокина (см. част. сборник).

В данной работе представлены результаты изучения питания и последующего использования потребленной пищи черноморским веслоногим *Acartia clausi*.

### Методика

Общая схема постановки экспериментов приведена в вышеупомянутой работе Е.В.Павловой и Ю.И.Сорокина.

В первой серии опытов определяли спектр питания, измеряя "индекс усвоения" –  $C_u/C$ , или отношение усвоенного и отложенного в теле углерода к общему количеству углерода, содержавшемуся в животном. При этом раков из свежесобранных проб планктона в течение суток или нескольких часов кормили разными видами водорослей, простейшими и бактериями. Культуры водорослей были подготовлены и помещены заранее, а штамм бактерий и инфузорий выделяли из морской воды перед постановкой опытов. Бактерии выращивали на морской воде, содержащей 0,5 г/л меченой глюкозы. На этой среде они давали гомогенную взвесь. Инфузорий метили путем их разведения на гомогенной взвеси меченых бактерий.

Далее, установив, какие из предложенных пищевых объектов являются оптимальными, использовали один из них для постановки следующих двух серий экспериментов. Вторая серия – определение влияния концентрации корма на интенсивность питания животных. Третья серия – определение исходных компонентов для расчета пищевого балансового равенства.

Во второй серии опытов раков в течение двух часов в период интенсивного питания содержали в сосудах с различной концентрацией меченого кормового объекта. Общее количество пищи в опытном сосуде при самой низкой концентрации не менее чем в 3 раза превышало оптимальный рацион раков. Затем животных отмывали 2–3 л чистой морской воды и несколькими миллилитрами дистиллированной воды от меченой пищи и солей и определяли их радиоактивность. В третьей серии в течение, обычно, 15–40 мин (также в период интенсивного питания) раков кормили мочеными водорослями, затем в течение 40 мин – 1,5 час содержали на немеченом корме. Меченный и немеченный корм был один и тот же. Время экспозиции животных на меченом и не-

меченою корме в разные часы суток было определено для *Acartia* ранее (Петрова, 1959а, 1966б). Оно соответствует, в первом случае, времени, необходимому для однократного заполнения кишечника животного пищей, во втором — продолжительности переваривания этого количества пищи. Продолжительность переваривания была также определена по  $C^{14}$  методикой, описанной ранее (Сорокин, 1966).

Во всех сериях экспериментов исследовались половозрелые *Acartia*.

### Результаты

1. Качественный состав пищи *Acartia* и степень усвоения ее того или иного кормового объекта представлены в табл. I. Сравнение индекса  $C_y/C$  при кормлении *Acartia* 10 видами различной пищи показало, что лучше всего *Acartia* потребляет и усваивает округлых перидиней среднего размера — от I<sup>4</sup> до 50 мк. Так, при потреблении *Chuviaella*, *Glenodinium* и *Progorcentrum* *Acartia* имеет самые высокие индексы усвоения (8—38%). Более крупные компактные *Diatomea* (*Coscinodiscus*), мелкие, нежные колониальные формы (*Asterionella*) и инфузории, хотя и могут интенсивно потребляться раками, но усваиваются значительно хуже. Индексы усвоения на этой пище у *Acartia* колеблются от 2 до 4,6. И наконец, самые мелкие организмы, как бактерии, крупные палочковидные *Diatomea* и клетки с грубыми выростами (*Ditylum*) оказались наихудшей пищей, так как  $C_y/C$  в этих случаях равны 0,43—1,56. Потребление растительного детрита (убитые и начавшие разлагаться водоросли *Progorcentrum*) было также крайне низким —  $C_y/C$  равен 1,8.

2. Для выяснения влияния концентрации пищи на интенсивность питания *Acartia* в качестве пищевого объекта был использован *Progorcentrum*. Выбранные концентрации пищи соответствовали наблюдаемым в море (рис. I; табл. 2). Обе иллюстрации свидетельствуют о четкой зависимости интенсивности питания *Acartia* от концентрации кормовой водоросли. При увеличении концентрации *Progorcentrum* от 1 до 300 кл/мл, или от 0,01 до 3 г/м<sup>3</sup>, интенсивность питания резко возрастает. При дальнейшем увеличении концентрации она растет очень медленно.

**Характеристика спектра питания *Acartia clausi\** по индексу усвоения  $C_y/C$**

Вид пищи	Cr пищи, мкг с/имп.	t <sup>0</sup> , с	Число раз кож в опыте, экз.	Время * питания на ме- ченой пище	ИМП/экз за время опи- тования	С/экз за сутки	$C_y/C$
<i>Furocentrum micans</i> 0,00053	18	61	12 <sup>27</sup> - 12 <sup>30</sup> 13.х - 14/х	296,7	296,7	0,157	8,4
<i>Glenodinium foliaceum</i>	0,002	18	47	18 <sup>20</sup> - 18 <sup>20</sup> 13.х - 14/х	256,5	0,513	27,5
<i>Coscinodiscus granii</i>	0,00022	18	50	20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> 13.х - 14/х	237,6	237,6	0,052 2,8
Бактерии	0,003	18	63	11 <sup>27</sup> - 16 <sup>27</sup>	2,0	9,6	0,029 1,56
Бактериальные хлопья	0,0035	20,5	53	17 <sup>25</sup> - 21 <sup>25</sup>	1,2	7,2	0,025 1,35
<i>Exuviaella cordata</i>	0,01	18,5	58	20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> 24.х - 25/х	70,4	70,4	0,704 37,8
<i>Ditylum brightwellii</i>	0,00061	18,5	45	15 <sup>10</sup> - 15 <sup>10</sup> 24.х - 15/х	32,2	32,2	0,020 1,1
<i>Asterionella japonica</i>	0,00446	18,5	44	23 <sup>15</sup> - 23 <sup>15</sup> 24.х - 25/х	19,4	19,4	0,086 4,6
<i>Thalassiothrix mediterranea</i>	0,00085	18,5	53	18 <sup>00</sup> - 18 <sup>00</sup> 24.х - 24/х	9,4	9,4	0,008 0,43
Инфузории	0,003	20	53	18 <sup>00</sup> - 23 <sup>10</sup>	5,7	27,4	0,079 4,2
Инфузории	0,003	19,5	29	23 <sup>00</sup> - 23 <sup>00</sup> 26.х - 27/х	12,7	12,7	0,038 2,0

\* Среднее из трех определений содержание углерода в теле *Acartia* составляет 1,36 мкг С/экз.

\*\* Часы и минуты.

Таблица 2

Зависимость интенсивности питания *Ascaria clausi* от концентрации углосептум шизера при 17 - 18,5° С

Концентрация пищи кл./мл	Объем воды в опытах, мл	Число раков в опыте, экз.	Время питания на меченои пище	Радиоактивность препарата, А. clausi		Накоплено в теле, мкгС/экз =0,00026 мкгС/милл.
				ИМЛ/МИН	ИМЛ/МИН	
1	0,01	2000	49	15,05	17,05	0,74
3	0,03	1000	50	15,15	17,15	0,74
5	0,05	1100	52	19,00	21,00	1,60
15	0,15	1000	50	18,30	20,30	702,0
50	0,50	500	49	18,20	20,20	1858,0
150	1,50	300	48	18,10	20,10	4632,0
300	3,00	600	50	16,00	18,00	6208,0
500	5,00	100	48	17,50	19,50	14382,0
1000	10,0	100	50	17,45	19,45	14136,0
2000	20,0	100	51	22,00	24,00	294,5
						316,6
						0,07700
						0,08200
						0,09600
						371,1

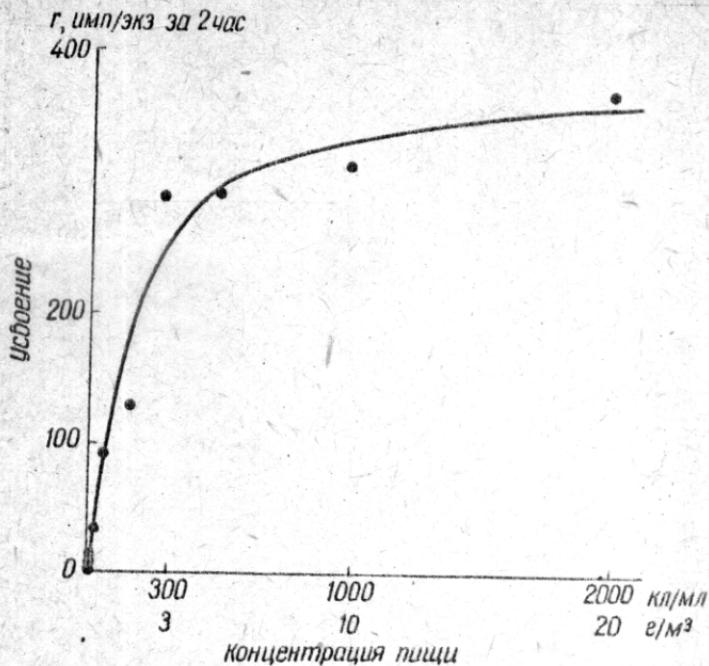


Рис. I. Влияние концентрации пищи на интенсивность питания *Acartia clausi*.

3. Исходными компонентами пищевого балансового равенства являются: величина отложенного в теле вещества ( $R_g$ ), энергетические потери меченой пищи на дыхание ( $r_c$ ), твердые фекалии ( $r_f$ ) и жидкие органические ( $r_d$ ) выделения. Все компоненты получены в результате кратковременного питания и однократного заполнения всего кишечника раков меченой пищи. Определение жидких органических выделений ( $r_d'$ ) проводилось только в двух случаях.

Результаты определения всех этих компонентов при разных концентрациях пищи приведены в табл. 3. Их сумма представляет общее количество потребленной меченой пищи за время питания ( $R_1$ ). Величина  $r_d$  в  $R_1$  не включена и для обоих случаев отмечена отдельно.

Для расчета суточного баланса поступления и последующего расхода вещества и энергии у *Acartia* необходимо знать продолжительность прохождения пищи по кишечнику, или время пере-

## Исходные компоненты\*

Концентрация корма кл./мл	Температура воды, °C	$C_r$ мкг С/ими	Время суток	Время экспозиции, мин	Число раков в опыте, экз.
20	18°	0,00026	19 <sup>30</sup> - 19 <sup>50</sup>	20	50
20	19°	0,00177	21 <sup>38</sup> - 21 <sup>58</sup>	20	51
50	19°	0,00177	21 <sup>07</sup> - 21 <sup>27</sup>	20	47
50	18°	0,0013	20 <sup>53</sup> - 21 <sup>13</sup>	20	43
100	18°	0,0013	21 <sup>00</sup> - 21 <sup>20</sup>	20	46
300	20°	0,000547	17 <sup>22</sup> - 17 <sup>42</sup>	20	89
300	18°	0,0013	21 <sup>10</sup> - 21 <sup>30</sup>	20	49
300	19°	0,00177	21 <sup>10</sup> - 21 <sup>30</sup>	20	49
350	19°	0,00053	24 <sup>15</sup> - 24 <sup>30</sup>	15	100
300-400	20°	0,0034	17 <sup>50</sup> - 18 <sup>05</sup>	15	38
680	19°	0,00042	18 <sup>00</sup> - 18 <sup>15</sup>	15	71
370	20°	0,0034	15 <sup>17</sup> - 15 <sup>32</sup>	15	44
820	18°	0,00053	21 <sup>18</sup> - 21 <sup>38</sup>	20	55
820	18°	0,00053	21 <sup>18</sup> - 21 <sup>32</sup>	14	20
1000	18°	0,0013	21 <sup>50</sup> - 22 <sup>10</sup>	20	38
2000	18°	0,00026	19 <sup>25</sup> - 19 <sup>48</sup>	23	30
15600	21°	0,001	12 <sup>28</sup> - 12 <sup>43</sup>	15	48
300	20°	0,000547	24 <sup>40</sup> - 22	20	61

(мертвые)

\* Накопление в теле  $-R_2$ ; выделенная  $\text{CO}_2$  -  $r_c$ ; фекалии -  $r_f$ ;  
\*\* Средний размер *Acartia* - 1,18 мм, средний сырой вес - 0,046 мг,

варивания, в разные часы суток. Поэтому в данной работе было определено время переваривания для двух периодов питания: интенсивного (13-24 час) и слабого (24-13 час). Суточный ритм интенсивности питания представлен на рис. 2, время переваривания в табл. 4. Как видно из таблицы, основная масса пищи в период интенсивного питания проходит через кишечник за 40 мин., в период слабого питания - за 1,5 час.

Расчет суточных величин поступления и расхода вещества и энергии у *Acartia* осуществлялся следующим образом. Сначала по рис. 1 определялся коэффициент для приведения всех исход-

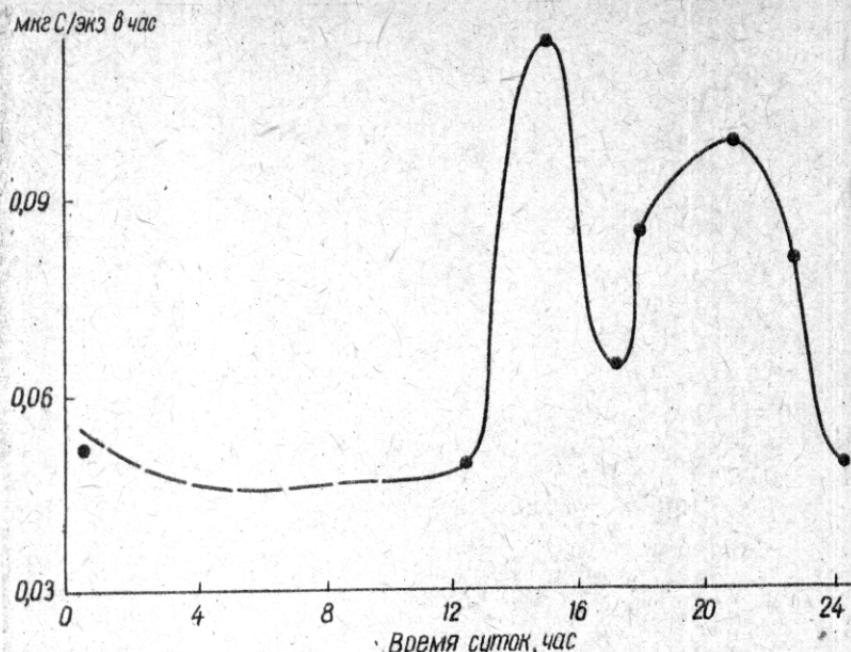
Таблица 3  
балансового равенства при кратковременном кормлении *Acartia clausi* и водорослью *Proctocentrum micans*

$R_p$	$r_c$	$r_f$	$R_p$	$r_c$	$r_f$	$R_p$	$r_c$	$r_f$	$R_d = \frac{R_p + r_c + r_f}{r_d}$
имп/экз	$10^{-3}$ мкг С/экз			$10^{-4}$ кал/экз			$10^{-4}$ кал/экз		
0,31	2,89	2,II	0,08	0,75	0,55	0,007	0,07	0,05	0,127
I,22	I,30	I,18	2,15	2,30	2,10	0,20	0,22	0,20	0,64
I,34	2,I2	2,30	2,37	3,74	4,07	0,22	0,35	0,38	0,95
I,09	6,92	7,06	I,42	9,00	9,20	0,13	0,84	0,86	I,83
I,10	2,31	8,09	I,43	3,00	10,50	0,13	0,28	0,98	I,89
I6,84	I3,88	8,15	9,21	7,58	4,45	0,86	0,71	0,42	I,99
	$r_d = 7,68$		$r_d = 4,20$		$r_d = 0,89$		$r_d = 0,89$		
I,85	5,55	16,72	2,40	7,19	21,70	0,22	0,86	2,03	3,II
6,45	7,19	5,84	II,4I	12,72	10,30	I,07	I,19	0,96	3,22
I5,42	5,27	I,7I	8,20	2,80	0,9I	0,77	0,26	0,08	I,II
2,47	I,27	3,4I	8,40	4,30	II,60	0,79	0,40	I,08	2,27
24,18	I9,87	2,18	I0,00	8,30	0,92	0,94	0,78	0,086	I,8I
3,80	0,93	3,67	I3,00	3,10	I2,50	I,22	0,29	I,17	2,68
33,60	I7,82	9,43	I7,80	9,39	5,00	I,67	0,88	0,47	3,02
26,37	I3,28	4,9I	I3,97	7,03	2,60	I,3I	0,66	0,24	2,2I
6,80	I3,7I	34,0I	9,00	I7,80	44,20	0,84	I,67	4,14	6,65
67,00	96,44	77,70	I7,40	24,80	20,20	I,68	2,32	I,90	5,85
7,20	0,54	4,64	28,80	2,00	I7,20	2,70	0,19	I,60	4,49
0,95	0,97	2,46	0,52	0,58	I,84	0,48	0,050	0,13	0,23
	$r_d = 2,30$		$r_d = I,25$		$r_d = 0,12$		$r_d = 0,12$		

выделенное растворенное органическое вещество —  $r_d$  ;

содержание энергии в теле — 0,04I кал/экз (Петрова, 1966).

ных компонентов баланса из табл. 3 к среднесуточной величине. Этот коэффициент равен I,35. Затем было определено среднесуточное время переваривания. Оно равно I час. При непрерывном питании, наблюдавшемся у *Acartia*, и при учете среднесуточной величины наполнения содержимое кишечников раков в течение суток будет полностью сменяться 24 раза. Используя оба коэффициента и приведя предварительно все величины исходных компонентов баланса к 40 минутной экспозиции на меченом корме, получаем для *Acartia* суточные величины поступления и расхода

Рис. 2. Суточный ритм питания у *Acartia clausi*.

меченого вещества и энергии. Так, например, чтобы получить суточную величину выделенных фекалиев, необходимо значение  $r_f$ , полученное в период интенсивного питания и приведенное к 40 минутной экспозиции, разделить на 1,35 и умножить на 24, значение же  $r_f$ , полученное в период слабого питания и тоже приведенное к 40 минутной экспозиции, надо умножить на 1,35 и на 24.

Полученные указанным путем суточные показатели для компонентов баланса дают суточные величины усвоенной пищи  $[(r_c + R_d) \rightarrow U]$ , неусвоенное за сутки твердое ( $R_d \rightarrow E$ ) и жидкое органическое ( $R_d \rightarrow D$ ) вещество. Все выделения — твердая и жидкая фракции — составляют общее количество неусвоенной пищи ( $F$ ).

Таким образом мы получаем основные элементы пищевого балансового равенства, сумма которых составляет суточный рацион. Балансовое равенство может быть представлено в виде:  $R = U + F$ . Изменение этих элементов для *A. clausi* при постепенном увеличении концентрации растительной пищи показано в табл. 5 и на рис. 3.

Иллюстрации свидетельствуют о том, что  $R, U$  и  $F$  при увеличении концентрации корма от 20 до 300-500 кл./мл., или от 0,2 до

Т а б л и ц а 4  
Определение времени переваривания пищи у  
*Acartia clausi*

Число живо- вотных в опыте, экз.	Время экспозиции на немеченоей пище	Радиоактивность фекалиев после экспозиции, ИМР	Основное време- ни перевари- вания, мин.
80	21 <sup>55</sup> - 22 <sup>35</sup> 22 <sup>50</sup> - 23 <sup>30</sup> 23 <sup>35</sup> - 23 <sup>50</sup>	1150 304 247	40
40	21 <sup>50</sup> - 22 <sup>30</sup> 22 <sup>30</sup> - 22 <sup>40</sup> 22 <sup>40</sup> - 22 <sup>45</sup> 23 <sup>05</sup> - 23 <sup>20</sup> 23 <sup>20</sup> - 23 <sup>50</sup>	101 41 39 II 33	40
100	14 <sup>50</sup> - 15 <sup>25</sup> 15 <sup>25</sup> - 15 <sup>45</sup> 15 <sup>50</sup> - 16 <sup>50</sup>	2801 291 200	40
50	11 <sup>00</sup> - 11 <sup>40</sup> 11 <sup>50</sup> - 12 <sup>35</sup> 12 <sup>40</sup> - 13 <sup>00</sup> 13 <sup>00</sup> - 14 <sup>25</sup>	174 III 17 34	95

3-5 г/м<sup>3</sup>, резко возрастают, а при дальнейшем увеличении концентрации до 2000 кл./мл., или 20 г/м<sup>3</sup>, практически держатся на одном уровне. Концентрацию около 3 г/м<sup>3</sup>, при которой потребление становится относительно постоянным, можно считать оптимальной.

Величины рациона при исследованных концентрациях колеблются от 1,1 до 94,8% веса тела, при минимальной концентрации (20 кл./мл.) они в среднем составляют 3,3, при оптимальной (300-500 кл./мл.) - 26,1% веса тела. Количество усвоенной пищи в большинстве случаев примерно вдвое выше, чем неусвоенной. Выделения растворенной органики были определены только при оптимальной концентрации *Prorocentrum*. Эти выделения составляют 48%.

Суточный баланс поступления и  
у *Acartia clausi* при разной концент-

Концентрация пищи кл./мл	г/м <sup>3</sup>	Усвоенная пища, U		Неусвоенная кал/эказ
		кал/эказ	% веса тела	
20	0,2	0,000278	0,7	0,000180
20	0,2	0,001512	3,7	0,000720
50	0,5	0,002060	5,0	0,001368
50	0,5	0,003484	8,5	0,003096
100	1,0	0,001468	3,6	0,008528
300	3,0	0,005656	13,8	0,001512
				$\Delta = 0,001400$
300	3,0	0,003896	9,5	0,007308
300	3,0	0,008144	19,9	0,003456
350	3,5	0,008948	21,8	0,000712
300-400	3,4	0,005768	14,1	0,005184
870	3,7	0,007948	19,4	0,005616
680	6,8	0,008244	20,1	0,000400
820	8,2	0,009188	22,4	0,001692
820	8,2	0,010124	24,7	0,001224
1000	10,0	0,009032	22,0	0,014904
2000	20,0	0,012392	30,2	0,005904
15600	156,0	0,024940	60,8	0,013932
300	3,0	0,000360	0,9	0,000468
(мертвые)				$\Delta = 0,000432$

\* / Выделения растворенной органики, определенные в указанных

использования энергии  
рации растительной пищи. *R*огоцентрум

пища, $F$ % веса тела	Рацион, $R^*$		Усвоемость, $\frac{U}{R}$ , %
	кал/экз	% веса тела	
0,4	0,000458	1,1	60,7
1,8	0,002232	5,4	68,5
3,3	0,003428	8,4	59,5
7,5	0,006580	16,0	53,1
8,6	0,004996	12,2	29,5
3,7	0,007168	17,5	78,9
17,8	0,011204	27,3	34,8
8,4	0,011600	28,3	70,3
1,7	0,009660	23,6	92,4
12,6	0,010952	26,7	52,8
13,7	0,013564	33,1	58,6
1,0	0,008644	21,1	95,3
4,1	0,010880	26,5	84,5
3,0	0,011348	27,7	89,2
36,3	0,023936	58,4	37,7
14,4	0,018296	44,6	67,7
34,0	0,038872	94,8	64,1
1,1	0,000828	2,0	45,0

двуих случаях, в величину  $R$  не включены.

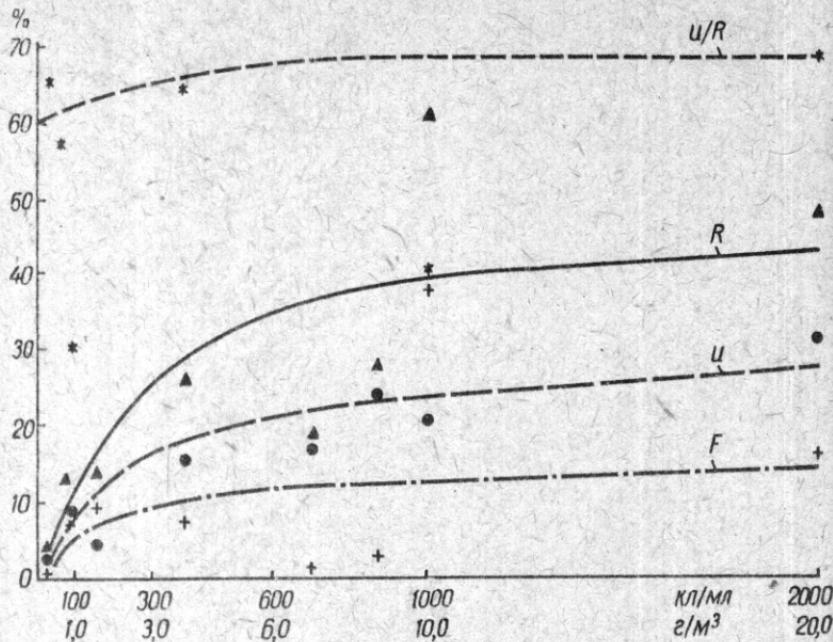


Рис. 3. Изменение элементов пищевого балансового равенства при разной концентрации пищи (в % веса тела, выраженного в калориях):  $R$  — суточный рацион;  $U$  — усвоенная пища;

$F$  — неусвоенная пища;  $\frac{U}{R}$  — усвоенность.

всей неусвоенной пищи, около 20% рациона и 3,4% веса тела. Если учесть выделенное растворенное органическое вещество, то суточный рацион *Acartia* при оптимальной концентрации растительного корма возрастет до 30% веса тела.

Усвоенность пищи ( $\frac{U}{R}$ ) при всех концентрациях изменялась одинаково — от 30 до 95%, составляя в среднем около 65% (табл. 5).

Один балансовый опыт был сделан на детрите — мертвом полураложившемся *Protopcentrum*. Результаты опыта свидетельствуют о плохом потреблении и использовании этого корма (табл. 5). Суточный рацион в данном случае был равен всего 2% веса тела.

Количество выделенной растворенной органики, как и на живом корме, составляло около 50% всей неусвоенной пищи.

#### Обсуждение и выводы

Сравнение результатов изучения питания *Acartia* радиоуглеродным и визуальным методами показало, что оба метода могут быть использованы для решения различных вопросов питания планктонных организмов. При этом в большинстве случаев получаются совершенно аналогичные выводы. В частности, в более ранних работах по питанию *Acartia* (Петипа, 1959а, б; 1966) возможность потребления и степень предпочтения раком тех или иных кормовых объектов, время переваривания, суточный ритм питания полностью соответствуют данным настоящего исследования. Так, например, при изучении суточного пищевого ритма было обнаружено два пика наиболее интенсивного питания в светлое и темное время суток. Хотя эти пики могут несколько смещаться во времени и по интенсивности, они всегда наблюдаются. Одни и те же величины времен переваривания получены обоими методами для периодов интенсивного и слабого питания. Так, во время интенсивного питания пища у *Acartia* переваривается за 40 мин., в период слабого питания — за 1,5 час.

Поскольку в данной работе исследовались половозрелые раки, которые в период опытов не откладывали яиц, то можно полагать, что все усвоенное вещество и соответствующая ему энергия расходуются при дыхании рака. Сопоставление энергетических трат на обмен, определенных по формуле  $Q = 0,437W^{0,81}$ , основанной на кислородном методе (дыхание *Acartia* при  $t = 24-25^{\circ}$  примерно то же, что и при  $20^{\circ}$ ) (Петипа, 1966а), с полученными величинами усвоенной пищи показало, что *Acartia* за счет водорослей своих дыхательных потребностей не удовлетворяет. Этот результат тоже согласуется с ранее сделанным выводом о том, что *A. clausi* в Черном море является потребителем смешанной пищи — растительной и животной, причем животная пища играет наиболее важную роль. Только при потреблении животной пищи раки начинают интенсивно размножаться (Петипа, 1959б).

Если в элементы балансового равенства при оптимальной концентрации пищи внести "дыхательную поправку", сопоставив величины усвоения с тратами на энергетический обмен, как указывалось выше, то мы получим новые данные условия, которые

вместе с неусвоенной пищей дадут полный суточный рацион этого рака. Это — рацион, который должен быть, если бы дыхательные потребности рака удовлетворялись. Он равен в данном случае 32% веса тела. Точно такие же величины рациона у *Acartia* получаются путем расчета по приросту и обмену (Петипа, 1966).

Основным преимуществом радиоуглеродного метода по сравнению с визуальным является значительно большая его точность при определении количественных показателей питания, а также ценность кормовых объектов для данного потребителя. Последнее возможно благодаря тому, что радиоуглеродный метод позволяет установить степень усвоения потребителем различных кормовых организмов.

Одним из недостатков радиоуглеродного метода при изучении питания водных организмов оказалось использование нерадиоуглеродного способа (так называемого метода мокрого сожжения) определения содержания углерода в теле этих организмов и их калорийности. Результаты, полученные методом мокрого сожжения, очень сильно зависят от величины, строения и биохимического состава объектов исследования. Эти результаты отличаются от данных методов определения органического вещества и калорийности организмов по биохимическому составу или прямым сожжением на 50–100%.

При изучении зависимостей поступления и расхода вещества у планктонных ракообразных от концентрации пищи была обнаружена определенная биомасса кормовых объектов ( $3 - 4 \text{ г}/\text{м}^3$ ), которую можно считать оптимальной, так как при этой биомассе у раков обычно устанавливается постоянная скорость различных процессов. В данных экспериментах при этой биомассе у *Acartia* наблюдаются относительно постоянные скорости потребления и усвоения пищи, а также выделения фекалиев (рис. 3). В опытах у *Calanus helgolandicus* при этой же биомассе начинается отложение яиц и накопление жира (Петипа, 1964).

При сопоставлении соотношения элементов баланса при разной концентрации пищи у планктонных ракообразных — хватателей и тонких фильтраторов обнаружены некоторые различия. У тонких фильтраторов обычно количество усвоенного вещества падает с увеличением концентрации корма выше оптимальной, а количество неусвоенной пищи растет (Хмелева, неопубл. материалы; уст. сообщ.; Павлова, Сорокин, наст. сб.). У *Copepoda* —

хватателей, к которым относится и *Acartia*, при тех же условиях количество усвоенного и неусвоенного вещества практически держится на одном уровне.

Обнаруженные различия в изменении элементов пищевого балансового равенства можно связать с особенностями способа питания животных. У фильтраторов процесс отфильтровывания пищи оказывается более автоматическим, чем процесс хватаания у хватателей, так как движения ротовых ножек фильтраторов, в противоположность хватателям, почти непрерывны, а скорость этих движений меняется слабо. Поэтому условия среды, особенно пищевой фактор — концентрация пищи, гораздо сильнее отражается на фильтраторах, чем на хватателях. При больших концентрациях пищи возможности фильтрационного и пищеварительного аппаратов фильтраторов ограничены, в результате этого усвоение падает, а количество неусвоенной пищи растет. Хвататели, по-видимому, способны в значительно большей степени регулировать процесс питания.

#### Л и т е р а т у р а

Павлова Е.В., Сорокин Ю.И. Бактериальное питание планктонного ракка *Penilia avirostris* из Черного моря. — См. наст. сборник.

Петрова Т.С. Питание веслоногого ракка. — В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 11, Севастополь, 1959.

Петрова Т.С. Питание *Acartia clausi Giesb.*, *A. latisetosa Krütez* в Черном море. — В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 12, Севастополь, 1959.

Петрова Т.С. О жировом обмене у *Calanus helgolandicus (Claus)* в экспериментальных условиях — ДАН СССР, 2, 155, 1964.

Петрова Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих раков *Acartia clausi Giesb.* и *A. latisetosa Krütez*. — Зоол. журн., 14, 3, 1966а.

Петрова Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi Giesb.* — В кн.: Физиология морских животных. Изд-во АН СССР, 1966б.

Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — В кн.:

Тр. ин-та биологии внутренних вод, I2 (15). Планктон и бентос внутренних водоемов. "Наука", М.-Л., 1966.

Яновская Т.Я. Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море. I. *Centropages kroyeri Giesbregt*. В кн.: Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7, 1956.

Marshall S.M. et al. On the biology of *Calanus finmarchicus*, 7 Factors affecting egg production. - J. marine biol. assoc., 30, 3, 1952.

БАКТЕРИАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ПЛАНКТОННОГО РАЧКА  
*PENILIA AVIROSTRIS DANAE* ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

Е.В.Павлова, Ю.И.Сорокин

Ветвистоусый ракоч *Penilia avirostris Dana*, относящийся к группе тонких фильтраторов, в теплое время года развивается в массовых количествах в планктоне Черного моря. Предыдущие исследования показали, что пенилия, благодаря морфологическому строению фильтрационного аппарата, способна отфильтровывать из воды частицы размером не крупнее 8 мк. Поэтому пищей этому ракчу могут служить мелкие водоросли, бактерии и частицы мелкого дестрита, подходящие по размеру (Павлова, 1959). Активного выбора пищи у пенилии не наблюдается, поскольку вид относится к пассивным фильтраторам. Обычно рацион этого ракча рассчитывался на основании количественных соотношений пищевых компонентов в море и скорости фильтрации ракча в течение суток. Бактерии учитывались чаще всего вместе с детритом. Способны ли пенилии отфильтровывать в достаточном количестве дисперсно распределенные бактерии и удовлетворять за их счет свои пищевые потребности до сих пор с определенностью выяснено не было. Этому способствовали методические трудности: большая ошибка при количественном учете бактерий, невозможность отделить бактерий, полученных с пищей, от бактериальной флоры кишечника подопытного животного и отсутствие достаточно эффективного метода получения жизнеспособных стерильных животных.

Применение радиоуглеродного метода, описанного Ю.И.Сорокиным, дало возможность по-новому подойти к решению вопросов, связанных с проблемой бактериального питания морских планктонных животных. Кормление раков меченными  $C^{14}$  бактериями, с