

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

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 5

Институт биологии
южных морей АН УССР

библиотека

№ 8 с/к

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

11. Проссер Н. П. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977. — 606 с.
12. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука, 1966, с. 75—119.
13. Barnes N., Barnes M., Finlayson D. M. The seasonal changes in body weight, biochemical composition and oxygen uptake of two common boreo-arctic cirripedes, *Balanus balanoides* and *B. balanus*. — J. Mar. Biol. Assoc. UK, 1963, 43, p. 185—211.
14. Corner E. D. S., Cowey C. B. Biochemical studies on the production of marine zooplankton. — Biol. Rev., 1968, 43, N 4, p. 393—426.
15. Hoshi T. Studies of physiology and ecology of plankton. IX. Changes in the glycogen content during development of the daphnid, *Simocephalus vetulus* under aerobic and anaerobic conditions. — Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 4, 1953, 20, N 1, p. 6—10.
16. Ikeda T. Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea. — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1977, 29, N 3, p. 263—277.
17. Kristensen L. H. Carbohydrates of some marine invertebrates with notes on their food and on the natural occurrence of the carbohydrates studied. — Mar. Biol., 1972, 14, N 2, p. 130—142.
18. Murat J. C., Serfaly A. Tissular glycogen enzymatic method. — Clin. Chem., 1974, 20, p. 1576.
19. Raymont L. E. C., Austin J., Linford E. The biochemical composition of certain oceanic zooplanktonic decapods. — Deep-Sea Res., 1967, 14, N 1, p. 113—115.
20. Raymont J. E. C., Conover R. J. Further investigation of the carbohydrate content of marine zooplankton. — Limnol. and Oceanogr., 1961, 6, N 2, p. 154—164.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Карадагское отделение Института
биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редакцию 26.09.79

T. V. PAVLOVSKAYA, A. L. MOROZOVA

**STUDY OF ENERGY BALANCE AND GLYCOGEN DYNAMICS
IN SCOLECITHRIX DANAE (LUBBOCK)
UNDER CONDITIONS OF DIFFERENT FOOD REGIMES**

Summary

It is shown that in *Scolectihrix danae* food regime (food quality and quantity) determines the levels of assimilated and consumed energy as well as of reserve glycogen. Feeding of the animals with vegetable diet only (unicellular alga *Gymnodinium lanskaya*) resulted in low diet values (0.9% of the body mass energy equivalent) and in a decrease of reserve glycogen to 47 mg% as compared with natural one (94 mg%). On the contrary, when feeding copepods with animal and mixed food consisting of unicellular algae, phylogenous detritus and *Oncaeidae* sp., the daily diet and glycogen concentration increased up to 15% of the body mass and 142 and 207 mg%, respectively.

УДК 591.524.12:591.13

Н. В. ШАДРИН, Т. А. МЕЛЬНИК

**ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОСАДКИ ОСОБЕЙ
RHINCALANUS NASUTUS GIESBR.
НА ВЕЛИЧИНУ ИХ РАЦИОНА
И ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ**

Плотность популяции — важная характеристика структуры популяции, определяющая в значительной мере процесс ее развития. Вопрос влияния плотности популяции на рацион у водных животных практически не изучен. Фундаментальное значение в изучении этой проблемы имеют исследования В. С. Ивлева [2], проведенные на рыбах. Им выделены две группы факторов, обусловливающих влияние плотности

популяции на рацион, которые обычно действуют совместно. Во-первых, размеры рационов являются функцией концентрации пищи, динамика которой, в свою очередь, во многом обусловливается плотностью популяции. Этот тип косвенных отношений В. С. Ивлев [2] назвал простыми отношениями. Механизм их действия можно выразить схемой: плотность популяции → концентрация пищи → величина рациона.

Во-вторых, существуя и питаясь одновременно в данном ограниченном пространстве, животные оказывают друг на друга определенное влияние путем создания помех, отпугивания, выделения метаболитов, что также отражается на величине рационов. Данный тип косвенных отношений В. С. Ивлев [2] назвал осложненными отношениями. Механизм влияния отношений такого рода можно представить схемой: плотность популяции → интенсивность взаимодействия особей друг с другом → рацион. В опытах на *Acartia tonsa* показано [5], что с увеличением плотности посадки раков от 50 до 200 экз.·л⁻¹ величина рациона одного животного уменьшалась в 6 раз. К сожалению, по приведенным в статье материалам нельзя оценить вклад простых и осложненных отношений в определении рациона. В поставленных на *Rhincalanus nasutus* опытах мы попытались оценить влияние простых и осложненных отношений между особями на интенсивность их питания.

Материал и методика. Вся экспериментальная часть работы выполнена в августе 1978 г. на борту НИС «Профессор Водяницкий» во время его четвертого рейса в Индийский океан. Животных брали из сетных ловов, 4 ч акклиматизировали, затем использовали в опытах. Для экспериментов отбирали одноразмерных самок средним весом 1,1 мг, которых кормили культурой водоросли *Peridinium trochoideum* (концентрация 180 кл/мл). Интенсивность потребления водорослей определялась по разнице концентраций в начале и конце опыта с учетом размножения и отмирания клеток. Для определения удельных скоростей деления — отмирания водорослей ставились контрольные опыты без животных. Температура воды в эксперименте 25±0,5°C (в море — 22—24°C). Опыты проводили в сосудах объемом 1 л, куда помещали соответственно 5, 15 и 30 раков. С каждой плотностью посадки было поставлено 4—6 опытов.

Наряду с рационом оценивали двигательную активность особей. Частота скачков регистрировалась с помощью секундомеров в течение одной минуты наблюдений за одной (визуально выделенной) особью. Выполнено 8—12 повторных измерений такого рода в разное время суток. На основании этих данных рассчитаны продолжительности активной и пассивной фаз. Для сравнения были проведены наблюдения за количеством скачков при этих же плотностях посадки животных в фильтрованной воде.

Метод анализа данных. Одна из наиболее часто употребляемых методик экспериментального определения рационов — определение его по разнице концентраций водорослей в начале и конце опыта. Несмотря на то что эта методика весьма часто используется, расчет рационов по данным опытов ведется часто по приближенным не точным формулам. Более точные формулы, учитывающие размножение, отмирание водорослей, динамику их концентрации, предложены Т. С. Петипа и В. С. Теном [3]. Основываясь на этой работе, рассмотрим процесс анализа данных опытов определения рационов по разнице концентраций. При отмирании клетки *P. trochoideum* очень быстро опускаются на дно. Так как *Rh. nasutus* питается только в толще воды, предполагаем, что он потребляет только живые клетки. Скорость потребления водорослей раком может быть описана уравнением

$$r = \frac{1}{\tau_1 + \tau_2}, \quad (1)$$

где r — скорость потребления водорослей; τ_1 — время поиска одной клетки до ее захвата; τ_2 — время поедания одной клетки.

В случае относительно низких концентраций (меньше 500 кл/мл) время поиска клетки значительно превышает время поедания ее и, следовательно, временем поедания в расчетах можно пренебречь. Время поиска одной частицы (клетки) имеет вид

$$\tau_1 = \frac{1}{\sigma v e n} = \frac{1}{an}, \quad (2)$$

где σ — область действия сенсорных систем особей; v — средняя скорость движения особи в период питания; e — «коэффициент выедания» В. С. Ивлева [2]; n — концентрация водорослей; a — объем воды, облавливаемый особью в единицу времени.

Таким образом, зависимость рациона от концентрации может быть выражена в этом диапазоне концентраций

$$r = an. \quad (3)$$

Однако расчет рациона по этой формуле вести нельзя, так как концентрация водорослей в опыте меняется. Скорость изменения концентрации будет зависеть от скоростей трех процессов — деления клеток, их отмирания и выедания ракками.

Скорость деления:

$$\frac{\ln 2}{\tau} n,$$

где τ — среднее время между делениями.

Скорость отмирания: — qn ,

где q — удельная скорость отмирания.

Скорость выедания: — amn ,

где m — плотность посадки особей.

Суммарная скорость изменения концентрации водорослей будет

$$\frac{dn}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} n - amn - qn = n \left(\frac{\ln 2}{\tau} - am - q \right) = kn. \quad (4)$$

Проинтегрировав уравнение (4), определим численность клеток в момент времени t (конец опыта):

$$n_t = n_0 e^{kt}, \quad (5)$$

где n_0 — концентрация в начале опыта.

Подставив уравнение (5) в уравнение (3), скорость потребления водорослей запишем

$$r = an_0 e^{kt}. \quad (6)$$

Проинтегрируем уравнение (6) и получим потребление пищи за время опыта:

$$R = \int_0^t an_0 e^{kt} dt = \frac{an_0}{k} (e^{kt} - 1). \quad (7)$$

Из сказанного следует, что для расчета рационов необходимо знать величину объема, облавливаемого особью в единицу времени (a). Этот коэффициент из данных опытов можно определить по следующей схеме. По опытам с животными находим

$$k = \frac{\ln n_t - \ln n_0}{t}, \quad (8)$$

где n_t — концентрация водорослей в конце опыта; n_0 — концентрация водорослей в начале опыта; t — продолжительность опыта.

По контрольным опытам без раков рассчитаем

$$q_1 = \frac{\ln 2}{\tau} - q = \frac{\ln n'_t - \ln n'_0}{t} \quad (9)$$

(где n'_t — конечная концентрация живых клеток в контроле; n'_0 — начальная концентрация живых клеток в контроле; q_1 — результирующая скорость деления клеток) и удельную скорость отмирания

$$q = \frac{(n''_t - n''_0)k}{n_0(e^{kt} - 1)} \quad (10)$$

(где n''_t — конечная концентрация мертвых клеток в контроле; n''_0 — начальная концентрация мертвых клеток).

Теперь мы можем найти объем воды, условно облавливаемый особью за единицу времени:

$$\alpha = \frac{\frac{\ln 2}{\tau} - k - q}{m}. \quad (11)$$

Используя найденную по формуле (11) α , можно по уравнению (7) рассчитать количество потребленной раком пищи за время опыта.

Величина рациона определяется как концентрацией водорослей, а следовательно, простыми отношениями между особями, так и осложненными отношениями, т. е. взаимодействием особей. Так как всегда в той или иной степени выедание влияет на концентрацию водорослей и ее динамику, то всегда существуют простые отношения между особями в популяции. Наличие и роль осложненных отношений не столь очевидны у различных групп животных. О существовании осложненных отношений и степени их влияния на рацион можно судить по величине условно облавливаемого раком объема при разных плотностях посадки раков. Облавливаемый объем зависит от скорости движения рака при поиске пищи, от общего времени, затрачиваемого на поиск пищи, и эффективности охоты рака. На все эти характеристики может влиять интенсивность взаимодействия раков в популяции. Поэтому по изменению величины облавливаемого объема можно судить о наличии осложненных отношений, не делая никакого вывода об их природе.

Результаты. Данные опытов приведены в табл. 1. Отмирание водорослей во всех случаях было практически равно нулю, удельная скорость их размножения во всех опытах (кроме первого) также равна нулю, в первом опыте — 0,0189. Как видно из табл. 1, величина условно облавливаемого объема при плотности 5 экз/л в 2 раза больше, чем при более высоких плотностях. При 15 и 30 экз/л различия в этом коэффициенте незначительны. Рацион в процентах веса тела при плотности 5 экз/л составлял 8,5 — 19%, при 15 экз. — 3,7—6,1%, при 30 экз. — 4,3—6,5%.

В табл. 2 приведены результаты наблюдений за двигательной активностью особей. При увеличении плотности посадки от 5 до 30 раков продолжительность активной фазы возрастает в 4 раза. Та же тен-

денция сохраняется в опытах, где особи содержались без пищи (фильтрованная вода).

Обсуждение. Анализ данных табл. 1 и 2 позволяет сделать вывод о наличии у самок *Rh. nasutus* наряду с простыми также осложненными отношениями. Увеличение продолжительности активной фазы с повышением плотности посадки как в среде с пищей, так и без пиши приводит к мысли о том, что оно не связано с питанием, а обусловлено реакциями раков друг на друга. Сходную зависимость у копепод отмечали и другие исследователи [1]. Подтверждением того, что увеличение двигательной активности связано с реакциями раков друг на друга, служат наблюдения С. А. Пиньонковского [4]. Им установлено наличие реакций избегания при взаимодействии особей. Эти реакции проявляются в виде больших скачков при сближении особей до критического расстояния. Вероятно, увеличение частоты столкновений раков друг с другом ведет к возрастанию затрат времени и энергии на двигательную активность, не связанную

Таблица 1
Изменение величин потребления
водорослей раком
и облавливаемого объема в зависимости
от плотности посадки особей

Номер опыта	Плотность посадки животных, шт.	Число клеток, потребляемых за время опыта одним раком	Средне-часовой рацион одного рака (клетки)	Облавливаемый объем α , мл/ч
1	5	11 728	489	2,30
	5	13 395	558	2,60
2	15	1 800	150	0,86
	15	2 000	167	1,00
	15	2 200	183	1,12
3	30	2 000	167	1,10
	30	2 333	194	1,36
4	5	6 000	250	1,18
	5	10 000	416	2,20
5	15	3 660	150	1,01
	15	2 600	108	0,86
	15	3 000	125	1,03
6	30	3 000	125	0,96
	30	3 333	138	1,12
7	5	8 000	333	2,00

с питанием, т. е. меньше времени и энергии остается на процесс питания.

Из табл. 2 видно, что с увеличением плотности посадки от 5 до 15 экз/л условно облавливаемый объем уменьшается более чем в 2 раза, а от 15 до 30 экз/л — незначительно возрастает. Значит, действие

Таблица 2
Характеристики двигательной активности самок
при различных плотностях посадки особей

Плотность посадки животных, экз.	Двигательная активность раков на пище						α (среднее) мл/час	Число скачков в минуту без пиши		
	Пассивная фаза, с			Активная фаза, с						
	День	Ночь	Среднее	День	Ночь	Среднее				
5	59,1 ± 0,82	57,9 ± 0,81	58,5	0,9 ± 0,82	2,1 ± 0,81	1,5	2,05	6,4		
15	56,1 ± 1,35	55,6 ± 1,37	55,9	3,9 ± 1,35	4,4 ± 1,37	4,15	0,98	8,7		
30	53,8 ± 1,33	54,2 ± 1,48	54,0	6,2 ± 1,33	5,8 ± 1,48	6,0	1,13	9,1		

осложненных отношений нельзя объяснить только изменением двигательной активности.

Из изложенного следует, что плотность популяции необходимо учитывать при изучении ее энергетического баланса. Влияние плотности популяции на рацион обусловлено как простыми, так и осложненными отношениями.

Конкретные заключения о механизмах влияния осложненных отношений делать рано, но уже сейчас, как нам кажется, ясно, что действуют они сразу по нескольким каналам, один из которых — изменение двигательной активности.

- Закин А. Н., Рудяков Ю. А. Скорость движения планктонных ракообразных. — Океанология, 1976, 16, вып. 5, с. 902—906.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. — М.: Наука, 1955.— 252 с.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев : Наук. думка, 1971, с. 168—190.
- Пионтковский С. А. Элементы поведения жертвы в системе «хищник—жертва» на примере морских копепод. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 11—17.
- Hargrave B. T., Geen H. Effects of copepods grazing on two natural phytoplankton populations. — J. Fish. Res. Board Can., 1970, 27, N 8, p. 1395—1403.

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

Поступила в редакцию
17.11.79

N. V. S H A D R I N, T. A. M E L N I K

**EFFECT OF INOCULATION DENSITY
OF RHINCALANUS NASUTUS GIESBR.
ON THE VALUE OF THEIR DIET AND MOTOR ACTIVITY**

Summary

The paper deals with the effect inoculation density of copepod *Rhincalanus nasutus* on its diet and motor activity. This influence is effected both indirectly through changes in the algae concentration and through a direct effect of copepods on each other, which is evidenced for by changes in motor activity and by a diet decrease when the animal number in the experiment was increased from 5 to 30 specimens/l.

УДК 594.5—11.05:591.5

Г. Е. ШУЛЬМАН, К. К. ЯКОВЛЕВА

**О СОДЕРЖАНИИ СУХОГО ВЕЩЕСТВА,
ЖИРА И ОБЕЗЖИРЕННОГО СУХОГО ВЕЩЕСТВА
В ПЕЧЕНИ КАЛЬМАРА
STHENOTEUTHIS OUALANIENSIS (LESSON)
ИЗ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА**

Исследование содержания в теле животных сухого вещества, жира, обезжиренного сухого вещества и других компонентов химического состава дает важный материал для понимания особенностей обмена веществ в организме и выявляет чувствительные индикаторы для оценки состояния популяций. Одним из несомненных достоинств этих показателей является их простота и «экспрессность», т. е. возможность быстрого определения в полевых условиях на массовом материале, что делает их незаменимыми при эколого-физиологических исследованиях. Следует иметь в виду, что почти каждый из перечисленных показателей тесно коррелирует с другими гораздо более сложными, определение которых в полевых условиях, как правило, трудновыполнимо. Так, на рыбах и других группах позвоночных установлена тесная положительная корреляция между процентным содержанием сухого вещества в ткани, общим содержанием в ней жира (точнее, суммарных липидов) и содержанием триглицеридов — основных аккумуляторов запасной энергии в организме [2, 9, 10, 14, 20, 22 и др.]. Точно так же данные об обезжиренном сухом веществе в ткани позволяют довольно точно судить о содержании в ней общего белка [12].

Мы попытались использовать названные показатели для изучения некоторых эколого-физиологических особенностей кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* из различных районов тропической зоны Индийского океана. В качестве объекта исследования была выбрана печень, поскольку у кальмаров именно печень является основным «энергетическим депо» тела и содержание в ней сухого вещества, жира и