

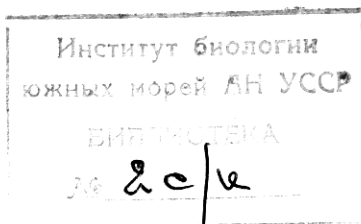
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 5



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

При выполнении сложных больших скачков через всю толщу воды в аквариуме объемом 10 л наибольшая средняя скорость отмечена у *Rhincalanus nasutus* и *Euchaeta marina*.

Максимальная скорость при данных условиях наблюдалась в большом скачке у *Rhincalanus* (208,5 см/с).

У исследованных видов копепод средняя скорость движения зависит от его направления. Наибольшая имела место при движении в горизонтальном направлении, наименьшая — при движении вверх.

Скорость движения без больших скачков в среднем у всех видов одинакова и изменяется в пределах 1,6—3 см/с.

1. Заикин А. Н., Рудяков Ю. А. Скорость движения планктонных ракообразных. — Океанология, 1976, 16, вып. 5, с. 902—906.
2. Павлова Е. В., Мельник Т. А. Интенсивность общего обмена у некоторых планктонных ракообразных тропической части Индийского океана. — См. настоящий сб.
3. Павлова Е. В., Царева Л. В. Движение *Calanus helgolandicus* по данным кино съемки. — Биология моря, Киев, 1975, вып. 33, с. 64—68.
4. Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus). — В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 77—84.
5. Strickler J. R. Über das Schwimmverhalten von Cyclopoiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke. — Schweiz. Z. Hydrol., 1970, 31, N 2, S. 150—180.
6. Strickler J. R. Observation of swimming performances of planktonic Copepods. — Limnol. and Oceanogr., 1977, 22, N 1, p. 165—170.
7. Vlymen W. J. Energy expenditure of swimming copepods. — Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 348—356.

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

Поступила в редколлегию
24. 10. 79

E. V. PAVLOVA

MOTION RATE OF COPEPODS FROM THE INDIAN OCEAN PLANKTON

Summary

Filming of copepod motion is carried out in aquariums of 10 l capacity with the rate of 24 stills/s. The highest average velocity in fulfilling jumps through the whole water thickness in the aquarium is registered for *Rhincalanus* (46.2 cm/s) and *Euchaeta* (44.9 cm/s). The maximum velocity of the jump 208.5 cm/s was observed in *Rhincalanus*. The motion rate value is affected by the direction: the highest rate is observed when moving in horizontal direction, the least one — when moving upwards. The velocity without great jumps is the same at an average in all the studied species and ranges from 1.6 to 3.0 cm/s.

УДК 591.531.31:595.3:577.475

Т. В. ПАВЛОВСКАЯ, Г. И. АБОЛМАСОВА

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС У МАССОВЫХ ВИДОВ РАКООБРАЗНЫХ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Выяснение пищевых взаимоотношений между организмами и количественных закономерностей трансформации вещества и энергии экологическими группами внутри сообществ — наиболее важный момент при оценке потока энергии, проходящего через экосистему. В основе этих исследований лежит определение скорости потребления различных видов пищи и отдельных элементов энергетического баланса у наиболее массовых представителей зоопланктона. Такого рода работы выполнены в основном на организмах из бореальной области океана [10, 11, 19—22, 26 и др.], в то время как для тропической зоны Мирового океана эти исследования немногочисленны [9, 14, 16, 23, 25].

На организмах Индийского океана исследования энергетического баланса ранее вообще не проводились. В четвертом рейсе НИС «Профессор Водяницкий» нами изучались следующие вопросы: состав и величина рационов у массовых видов ракообразных при кормлении смешанной пищей, состоящей из живых водорослей, фитогенного детрита и мелких животных, эффективность усвоения и соотношение отдельных элементов их энергетического баланса, суточная ритмика в питании ракообразных.

Материал и методика. Объектами изучения служили шесть видов ракообразных, наиболее массовых в районах исследования: *Scolecithrix danae* Lubbock, *Pleuromamma abdominalis* Lubbock, *Euchaeta marina* Prestandrea, *Euchirella curticauda* Giesbr., *Rhincalanus nasutus* Giesbr., *Cypridina serrata* G. W. Müller.

Материал собирали сетями ДЖОМ с диаметром входного отверстия 80 см, оснащенными шелковым газом № 23 (размер ячеек 0,333 мм). Для отлова мелких животных, используемых в опытах в качестве пищи, применяли сети, оборудованные газом № 49 (размер ячеек 0,112 мм). После отлова животных разбирали по видам и размерам и помещали в большие объемы, где они находились до начала опыта.

Часть отобранных животных измеряли, отмывали от солей изотоничным раствором углекислого аммония и использовали для определения энергетического эквивалента массы тела.

Энергетический баланс копепод изучали радиоуглеродным методом [18]. Объем опытных сосудов составлял 1,0 л. В каждом опыте использовали от 3 до 23 экз. в зависимости от размеров тела животных. Эксперименты проведены только на самках. Во всех опытах в качестве пищи использовали смесь животного корма, одноклеточных водорослей и фитогенного детрита. Оценку потребления различных кормов из смеси осуществляли методом поочередного мечения объектов.

Как показали предварительная и детальная обработки качественного состава фитопланктона [2], основную его биомассу составляли мелкие виды рода *Gymnodinium*. Поэтому в качестве растительной пищи животным была предложена монокультура *Gymnodinium lanskaya* и приготовленный из этих водорослей детрит. В некоторых опытах пищей ракообразным служила диатомея *Ditylum brightwellii*, выделенная из вод Индийского океана Л. М. Сергеевой¹. Мелкий зоопланктон в районах работ был представлен в основном видами родов *Темога* и *Опсаеа*, которые использовались в качестве кормовых объектов в экспериментах.

Одноклеточные водоросли *Gymnodinium lanskaya* и *Ditylum brightwellii* выращивались на жидких средах с добавлением 500 $\mu\text{C} \cdot \text{л}^{-1}$ при рассеянном освещении. Детрит был приготовлен из одноклеточных водорослей *G. lanskaya* по методике, описанной ранее [7]. Детрит разлагался в течение семи суток при температуре 22—25°C. Для получения радиоактивной животной пищи мелкие ракообразные предварительно выдерживались на меченых одноклеточных водорослях в течение двух-трех суток. Концентрация кормов в балансовых экспериментах примерно соответствовала их количеству в слое 0—100 м. По нашим расчетам, это составляло около 0,5 $\text{кал} \cdot \text{л}^{-1}$ фитопланктона, такое же количество детрита и 1,1—2,0 $\text{кал} \cdot \text{л}^{-1}$ мелких зоопланктеров.

Для определения суточного ритма интенсивности питания эксперименты проводили днем и ночью. В опытах с *S. danae*, *P. abdominalis*, *E. marina*, *E. curticauda* температура составляла 21—22, с *R. conustus* и *C. serrata* — 24°C.

¹ Авторы благодарны Л. А. Ланской и Л. М. Сергеевой за культуры одноклеточных водорослей.

Суточный пищевой баланс ракообразных определялся по сумме отдельных элементов: $C = C_d + R_c + R_d + R_s$, где C — рацион; C_d — количество энергии, накопленной в теле; R_c — траты энергии на дыхание; $C_d + R_c$ — количество ассимилированной пищи (A); R_s — твердые экскреты; R_d — жидкие выделения в виде растворенного органического вещества; $R_d + R_s$ — неусвоенная часть рациона (F). Усвояемость

пищи находили из равенства $a = \frac{C_d + R_c}{C}$

Для определения величины C_d животных изымали из опытных сосудов, отмывали изотоничным раствором углекислого аммония, растирали в ступке, переносили на подложки из фольги и высушивали при 60°C. Воду, в которой животные освобождали кишечника от неусвоенной пищи, пропускали через мембранный фильтр («Синпор-3»), на котором измеряли величину R_s . В фильтрате определяли содержание CO_2 , выделяемого животными при дыхании (R_c) и растворенного органического вещества (R_d). Просчет радиоактивных препаратов производили на автоматическом пересчетном приборе VAV-100 с торцовым счетчиком СБТ-13. Все результаты экспериментов, полученные в единицах углерода, переводили в энергетические показатели.

Суточные величины всех элементов пищевого баланса животных получали из соответствующих исходных компонентов баланса, определенных в кратковременных опытах. Продолжительность содержания животных в этих опытах на меченой пище была выбрана с учетом времени ее переваривания и составляла от 30 мин до 1,5 ч в зависимости от вида корма и времени суток, на немеченой — 2,5—3 ч.

Для определения удельной активности кормовых объектов (C_r) и энергетического эквивалента массы тела животных использовали метод мокрого сжигания с внесением поправки 15% на недоокисление органического вещества [4]. Результаты определений энергетического эквивалента массы тела и размерные характеристики исследованных животных приведены в табл. 1.

Методика приготовления кормов и проведения экспериментов описана ранее [9, 16].

Результаты. Эксперименты с содержанием животных на смешанной пище показали (табл. 2), что изученные ракообразные потребляли все предложенные виды корма, но степень потребления растительной и животной пищи резко различалась. Так, суточные рационы при растительной пище, включая живые водоросли и детрит, изменялись от 1,2% массы тела у *E. rostrata* и *E. marina* до 20,4% — у *R. nasutus*. Потребление живых водорослей и детрита также различалось: если *S. danae*, *E. curticauda*, *E. marina* и *P. abdominalis* предпочитали детрит, то *C. serrata* и *R. nasutus* — водоросли. Величины рационов при животном корме были значительно выше, чем при растительном, и изменялись от 13,2% массы тела у *S. danae* до 178,9% — у *C. serrata*.

Количество потребленной энергии неравномерно распределялось между элементами баланса у ракообразных, содержащихся на отдельных кормах (табл. 2). У большинства животных при потреблении всех видов пищи траты на дыхание (R_c) значительно превышали накопленную в теле энергию (C_d). Исключение составляла *E. marina*, у которой на долю C_d приходилось 67,5—70% ассимилированной пищи, кроме того, у *S. danae* и *R. nasutus*, содержащихся на некоторых видах корма, накопленная энергия была выше трат на дыхание. Твердые непереваренные остатки (R_s), как правило, при потреблении растительного корма составляли 80—90% общего количества неусвоенной пищи, в то время как у ракообразных, питающихся животным кормом, доля жидких экскретов (R_d) значительно возрастала у большинства организмов (до 46—56%).

Таблица 1

**Размерные характеристики и энергетические эквиваленты
массы тела массовых видов ракообразных Индийского океана**

Вид животного	Число измере- ний	Сред- ний размер <i>l</i> , мм	σ_l	Число живот- ных в пробе	Энергетический эквивалент массы тела		$\sigma_{\frac{E}{x}}$
					<i>x</i>	$\bar{x}$	
<i>Oncaea</i> sp.	15	1,22	0,03	25	0,130	0,096	—
				41	0,062		
<i>Temora</i> sp.	8	1,55	0,04	50	0,114	0,116	—
				50	0,118		
<i>Rhincalanus nasutus</i>	18	4,12	0,09	10	0,500	0,482	—
				10	0,467		
<i>Cypridina serrata</i>	16	2,10	0,04	10	0,567	0,536	0,09
				10	0,711		
				10	0,411		
<i>Scolecithrix danae</i>	15	2,15	0,02	10	0,944	0,938	0,004
				10	0,931		
				10	0,938		
<i>Euchaeta marina</i>	5	3,26	0,03	4	1,095	—	—
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	10	4,40	0,04	3	1,806	1,771	0,05
				3	1,679		
				3	1,829		
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	9	4,37	0,04	4	1,600	1,50	0,06
				4	1,141		
				4	1,490		
<i>Euchirella curticauda</i>	10	4,05	0,07	3	3,560	3,647	0,05
				3	3,657		
				3	3,724		

С целью выяснения влияния морфометрических особенностей одноклеточных водорослей на интенсивность их потребления животными были проведены эксперименты с *R. nasutus*. Пищей ракообразным служила смесь, состоявшая из мелкой водоросли *G. lanskaya*, крупной — *Ditylum brightwellii*, детрита и животных. В результате проведенных экспериментов установлено сходство скоростей потребления и ассимиляции пищи, а также соотношений отдельных элементов баланса при питании рачков двумя видами водорослей. Например, в ночное время суток интенсивность обоих видов водорослей составляла 2,0 и 1,0% массы тела, а эффективность усвоения — 0,43 и 0,39.

Рассматривая величины усвоения и потребления пищи, а также отдельных элементов баланса в течение суток, можно отметить следующее. Количество потребленной растительной пищи у всех исследованных животных в большинстве случаев было примерно одинаковым в дневное и ночное время суток (табл. 3). Статистически достоверные различия в потреблении живых водорослей получены лишь у *S. danae*, детрита — у *P. abdominalis* и *C. serrata*, животного корма — у *C. serrata*. Поскольку доля растительной пищи в рационе животных была сравнительно невелика, отмеченная разница существенно не влияла на суточный ритм потребления пищи копеподами. Лишь у *C. serrata* этот ритм прослеживался очень четко: ночной рацион у них был в 5 раз больше дневного и являлся следствием изменения интенсивности потребления животного корма.

Усвояемость у многих ракообразных как животного, так и растительного корма изменялась в течение суток (табл. 4). В связи с такими различиями в эффективности усвоения количество суммарной ассими-

Таблица 2

Среднесуточные показатели энергетического баланса планктонных ракообразных, % энергетического эквивалента массы тела

Объект	Вид корма	$C_f \cdot 10^{-3}$ корма, кал $\times$ имп-т	Концентрация корма, кал $\times$ л $^{-1}$	Число животных в опыте	C_d	R_c	R_s	R_d	A	C	ΣC	$\frac{C_d}{A}$	$\frac{R_s}{F}$
Scolecithrix danae	G. lanskaya	1,1	0,5	14	0,06	0,14	0,18	0,02	0,2	0,4		30,0	90,0
	Детрит	4,0	0,5	13	0,46	0,34	0,55	0,05	0,8	1,4	15,0	57,5	91,6
	Мелкие копе-поды	86,0	1,0	13	1,03	4,47	6,60	1,10	5,5	13,2		18,7	85,7
Pleuromamma abdominalis	G. lanskaya	0,87	0,7	4	0,10	0,10	0,19	0,01	0,2	0,4		50,0	96,0
	Детрит	4,4	0,5	3	0,41	1,49	1,12	0,72	1,9	3,7	61,4	21,5	62,2
	Мелкие копе-поды	550,0	1,9—2,2	4	12,08	20,81	17,96	6,44	32,9	57,3		36,7	73,6
Euchirella curticauda	G. lanskaya	0,8	0,7	4	0,01	0,08	0,10	0,02	0,1	0,2		11,1	83,3
	Детрит	4,4	0,5	5	0,01	0,50	0,37	0,05	0,5	0,9	27,1	1,9	88,0
	Опсаеа	605,0	1,9	5	0,71	19,09	2,75	3,45	19,8	26,9		3,7	44,3
Euchaeta marina	G. lanskaya	0,8	0,5	5	0,07	0,03	0,08	0,02	0,1	0,2		70,0	80,0
	Детрит	4,4	0,5	6	0,27	0,13	0,40	0,20	0,4	1,0	42,0	67,5	66,6
	Опсаеа	86,0	2,8	5	21,91	9,49	6,95	2,45	31,4	40,8		69,7	73,9
Rhincalanus nasutus	D. brightwellii	3,2	0,2	11	0,08	0,92	12,66	1,04	1,0	14,7		8,0	92,4
	Детрит	4,4	0,9	9	0,24	0,06	1,05	0,35	0,3	1,7	178,9	80,0	75,0
	Темора	445,0	2,3	8	10,53	21,07	70,33	60,57	31,6	162,5		33,3	53,7
Cypridina serrata	D. brightwellii	3,2	0,2	14	0,02	0,82	1,50	1,50	1,0	4,0		2,0	50,0
	Детрит	4,4	0,9	18	0,09	0,41	1,70	1,10	0,5	2,3	186,1	18,0	94,4
	Темора	445,0	2,3	15	10,05	19,75	80,90	69,20	29,8	179,9		33,7	53,8

лированной энергии при потреблении всех видов корма различалось в разное время суток. Так, у *E. curticauda* и *C. serrata* эти величины были в 2 раза больше ночью, а у *R. nasutus*, наоборот, в 4 раза — днем. У *S. danae* и *P. abdominalis* не обнаружено суточного ритма в количестве ассимилированной энергии. Следует отметить близкие среднесуточные значения эффективности усвоения у большинства копепод при потреблении одноклеточных водорослей и детрита (0,41—0,51 и 0,43—0,57 соответственно), в то время как при потреблении животного корма она изменялась в значительно более широких пределах (от 0,42 до 0,77). Среднесуточные величины усвояемости всех видов корма у *R. nasutus* и *C. serrata* были значительно ниже, чем у остальных исследованных копепод, и составляли 0,23—0,28.

Таблица 3

Потребление пищи (10^{-4} кал·экз $^{-1}$) ракообразными в разное время суток

Вид корма	Время суток	<i>S. danae</i>	<i>P. abdominalis</i>	<i>E. curticauda</i>	<i>E. marina</i>	<i>R. nasutus</i>	<i>C. serrata</i>
Одноклеточные водоросли	День	$10,1 \pm 1,6$	41,9	$51,9 \pm 7,5$	—	650,0	116,0
	Ночь	$32,6 \pm 7,1$	$35,1 \pm 2,4$	$31,7 \pm 9,9$	10,8	$500,0 \pm 200,0$	$110,0 \pm 30,0$
	За сутки	42,7	77,0	83,6		700,0	226,0
Фитогенный детрит	День	$70,1 \pm 13,4$	161,6	$189,6 \pm 23,6$	—	500,0	83,0
	Ночь	$76,0 \pm 9,8$	518,4	$148,7 \pm 39,1$	64,3	$400,0 \pm 130,0$	$40,0 \pm 6,0$
	За сутки	146,1	680,0	338,3		900,0	123,0
Мелкие Copepoda	День	$553,0 \pm 55,0$	$4490,0 \pm 290,0$	3790,0	—	3780,0	1132,0
	Ночь	$722,3 \pm 190,0$	$5510,0 \pm 210,0$	$5653,0 \pm 1105$	$2540,0 \pm 410,0$	$3690,0 \pm 1750$	9000,0
	За сутки	1276,2	10000,0	6032,0		7470,0	10132,0

Таблица 4

Эффективность усвоения пищи в зависимости от времени суток у планктонных ракообразных

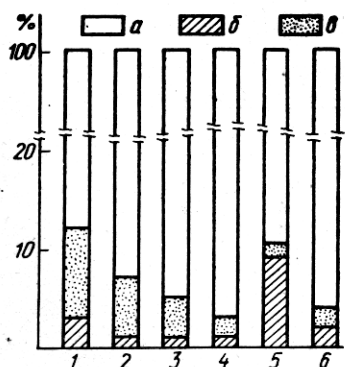
Вид корма	Время суток	<i>P. danae</i>	<i>P. abdominalis</i>	<i>E. curticauda</i>	<i>E. marina</i>	<i>R. nasutus</i>	<i>C. serrata</i>
Одноклеточные водоросли	День	$0,50 \pm 0,11$	0,30	$0,22 \pm 0,03$	—	$0,16 \pm 0,12$	$0,39 \pm 0,04$
	Ночь	$0,39 \pm 0,06$	$0,52 \pm 0,04$	$0,62 \pm 0,10$	0,51	$0,39 \pm 0,07$	$0,12 \pm 0,06$
	Среднее	0,45	0,41	0,43	0,51	0,27	0,26
Фитогенный детрит	День	$0,72 \pm 0,03$	0,69	$0,40 \pm 0,16$	—	0,23	$0,24 \pm 0,06$
	Ночь	$0,40 \pm 0,09$	0,44	$0,76 \pm 0,03$	0,43	$0,32 \pm 0,08$	$0,23 \pm 0,06$
	Среднее	0,57	0,57	0,55	0,43	0,28	0,23
Мелкие Copepoda	День	$0,54 \pm 0,05$	$0,62 \pm 0,08$	0,57	—	$0,39 \pm 0,15$	$0,32 \pm 0,03$
	Ночь	$0,38 \pm 0,09$	0,54	$0,82 \pm 0,04$	$0,77 \pm 0,13$	$0,10 \pm 0,03$	0,14
	Среднее	0,42	0,58	0,70	$0,77 \pm 0,13$	0,25	0,23

Обсуждение. Проведенные эксперименты показали, что все исследованные ракообразные являются эврифагами. Однако интенсивность потребления растительной пищи была значительно ниже, чем животной. Количество потребленной растительной пищи у всех изученных ракообразных не превышало 12% суммарного рациона (рисунок), т. е. в районах исследований организмы проявили высокую степень хищничества. Аналогичные данные получены ранее для копепод из тропической зоны Тихого океана [14]. Согласно этим данным рацион большинства ракообразных состоял на 80—90% из мелких животных. Вслед за авторами работы [14] мы считаем, что в тропических районах океанов при большом видовом разнообразии планктона и его небольшой биомассе копеподы имеют широкий спектр питания, но предпочитают животную пищу. Поэтому в олиготрофных районах океана при проведении экспериментальных работ по питанию половозрелых копепод размером более 1,5—2 мм, на наш взгляд, можно ограничиться лишь изучением количественных показателей потребления и усвоения животного корма и к полученному рациону прибавлять 10—15%, приходящихся на долю растительной пищи.

Анализ влияния морфометрических особенностей фитопланктона на величину рациона у копепод на примере *R. nasutus* показал, что при одинаковой довольно низкой концентрации мелких одноклеточных водорослей *G. lanksa* и крупных *D. brightwellii* (по 0,5 кал·л⁻¹) отсутствует избирательность тех или других клеток. Возможно, в районах с небольшой биомассой фитопланктона, где основным кормом ракообразным служили животные, избирательность по отношению к размерам водорослей четко не прослеживалась.

В наших экспериментах все животные питались очень интенсивно. Их суммарные суточные рационы составляли от 15 до 186,6% массы тела. Минимальная величина относится к сравнительно мелкой копеподе *S. danae*, для которой, по нашему мнению, следовало ожидать более высокой скорости потребления пищи. Видимо, причиной таких рационов являлась довольно низкая концентрация корма в опытах (1,1 кал·л⁻¹ — животный и 1,0 кал·л⁻¹ — фитогенный).

Полученные новые данные по интенсивности питания животных Индийского океана хорошо согласуются с имеющимися в литературе сведениями для некоторых ракообразных, в частности *E. marina*, *P. abdominalis* и *R. nasutus* [8, 9, 14, 15], находящихся в аналогичных условиях питания (табл. 5). Суточные рационы у этих животных, определенные разными авторами, различались незначительно. Так, в большинстве случаев суточный рацион на животной пище у *E. marina* составлял 38,0—48,5% и лишь в одном — 180% массы тела. Очень близкие значения рационов у *E. marina* получены во всех экспериментах при потреблении растительной пищи. Хорошая сходимость результатов отмечена при сопоставлении интенсивности потребления как животной (35,0—57,0%), так и фитогенной пищи (3,7—4,4% массы тела) у *P. abdominalis*. Интенсивность потребления растительной пищи у *R. nasutus* также близка в разных экспериментах (3,0—14,7% массы тела), а животной (при одинаковой ее концентрации — 2,2 кал·л⁻¹) различается в 8 раз. В то же время, по данным Т. С. Петипа с соавторами [15], при более низкой концентрации животного корма



Соотношение отдельных видов корма в рационе ракообразных Индийского океана:

a — животный корм, *b* — живые водоросли, *в* — детрит; 1 — *S. danae*, 2 — *P. abdominalis*, 3 — *E. curticauda*, 4 — *E. marina*, 5 — *R. nasutus*, 6 — *C. serrata*.

Таблица 5

Среднесуточные величины скорости потребления и эффективности ассимиляции пищи у тропических копепод

Вид потребителя	Энергетический эквивалент массы тела, кал·экз ⁻¹	Состав корма	Концентрация корма, кал·л ⁻¹	Суточный рацион, % массы тела	Усвояемость	Источник
Euchaeta marina	0,5	Calanidae	2,5	38,0	0,62	Петипа и др. [14]
		Amphidinium	0,2	2,6	0,21	
		Бактерии	0,3	0,9	0,47	
	0,9	Наупл. Artemia	1,0	180,0	0,60	Наши данные [9]
		Prorocentrum	1,0	16,3	0,25	
		Детрит Chlorella	1,0	2,7	0,59	
		Бактерии	1,0	37,3	0,58	
	1,2	Наупл. Artemia	1,0	48,5	0,63	Наши данные [8]
		Peridinium	1,0	6,3	0,88	
		Детрит Gymnodinium	1,0	0,3	0,58	
	1,1	Ianskaya				Данные настоящей статьи
		Oncaea	2,8	40,8	0,77	
		Gymnodinium	0,5	0,2	0,51	
Pleuromamma abdominalis	1,4	Детрит Gymnodinium	0,5	1,0	0,43	Данные настоящей статьи
		Calanidae	2,5	35,0	0,64	
		Amphidinium + Glenodinium	0,3	4,4	0,57	
	1,8	Бактерии	0,5	3,4	0,56	Данные настоящей статьи
		Мелкие Copepoda	2,2	57,3	0,58	
		Gymnodinium	0,5	3,7	0,41	
Rhincalanus nasutus R. cornutus	0,7	Детрит Gymnodinium	0,5	0,4	0,57	Данные настоящей статьи
		Calanidae	2,2	20,0	0,59	
		Amphidinium	0,3	3,0	0,36	
	0,6	Бактерии	0,4	3,5	0,21	Петипа и др. [15]
		Calanoida	0,68	108,9	0,39	
		Инфузории + водоросли	4,3	7,2	0,43	
	0,5	Бактерии	2,1	3,6	0,21	Данные настоящей статьи
		Temora	2,2	162,5	0,25	
		Ditylum	0,5	14,7	0,27	
		Gymnodinium	0,5	0		
		Детрит Gymnodinium	0,5	1,7	0,28	

(0,68 кал·л⁻¹) рацион *R. nasutus* составлял 108,9% массы тела, т. е. эта величина сопоставима с нашими результатами (162,5%). Малую величину рациона у *R. nasutus* [14], по-видимому, можно объяснить двумя причинами: либо рачки находились в подавленном физиологическом состоянии, либо в это время интенсивно размножались. Как установлено [15], при интенсивном размножении у ракообразных значительно снижается скорость потребления пищи.

Анализируя среднесуточную эффективность ассимиляции кормов у изученных ракообразных, также следует отметить близкое сходство наших результатов с полученными ранее для *E. marina*, *P. abdominalis* и *R. nasutus* (см. табл. 5). Среднесуточная усвояемость на смешанном корме у животных, отловленных на двух первых полигонах (*S. danae*, *P. abdominalis*, *E. curticauda*, *E. marina*), составляла 0,47—0,57, что, по мнению Т. С. Петипа и др. [15], является характерным для устойчивых океанических вод, а у *R. nasutus* и *S. serrata*, изучаемых в районе третьего полигона, она была значительно ниже (0,24—0,26), характеристика района исследований приведена в работе [13].

При исследовании суточных изменений энергетического баланса выявлено, что в большинстве случаев ракообразные питались круглосуточно и четкого ритма изменения интенсивности их питания не отмечалось. Исключение составляли *C. serrata*, у которых ночной рацион был в 5 раз больше дневного. В то же время при изучении эффективности усвоения и соотношений отдельных элементов энергетического баланса прослеживался суточный ритм. Так, у *E. curticauda*, *R. nasutus*, *C. serrata* наблюдалось изменение количества ассимилированной энергии в течение суток, что связано с непостоянством усвояемости пищи. В изменении этой величины не обнаружено единой тенденции: у *E. rostrata* усвояемость всех видов корма была выше ночью, у *E. nasutus* и *C. serrata* животный корм усваивался эффективнее днем, а растительный ночью. Такое же непостоянство усвояемости отмечено у некоторых тихоокеанских и атлантических копепод [8, 14]. В настоящее время трудно дать объяснение этому явлению. Т. С. Петипа и др. [14] считают, что ни состав пищи, ни двигательная активность, ни интенсивность питания не оказывают определяющего влияния на суточные изменения эффективности ассимиляции, и усвоение пищи как физиологический процесс имеет свой суточный ритм. Это не объясняет причину наблюдаемого явления и, видимо, требуется более детальное изучение вопроса.

Если по питанию океанических копепод в литературе имеются некоторые данные, то подобного рода сведения для Ostracoda очень немногочисленны и в основном касаются качественной стороны этого вопроса [1, 23 и др.]. Наши результаты хорошо согласуются с данными Е. Г. Арашкевич [1], которая по вскрытию кишечника ципринид установила, что в мезотрофном районе Тихого океана основное их содержимое было представлено остатками ракообразных, главным образом копепод. Кроме того, в кишечниках животных обнаружены радиолярии, диатомовые, жгутиковые и другие водоросли. Минимальный размер встреченных частиц составлял 20 мкм. По нашим данным, циприниды могут потреблять и более мелкие водоросли (размер *G. lanskaya* 11—12 мкм). Наряду с этим при сравнении количественной стороны питания рачков следует отметить некоторые расхождения. По данным Е. Г. Арашкевич, суточный рацион ципринид составлял 25—30% массы тела, при этом расчет был основан на предположении об отсутствии обновления кишечника в период интенсивного ночного питания. В наших экспериментах подобное явление не наблюдалось, в ночные часы остракоды интенсивно выводили меченые фекалии при содержании их в течение 3—4 ч на немеченом корме. В случае отсутствия дефекации вся потребленная пища оставалась бы в теле и величина усвояемости приближалась бы к 1,0. По нашим данным, среднесуточная эффективность усвоения составляла 0,23, а рацион—186,1% массы тела.

Полученные материалы по питанию и общему обмену [5] ракообразных, а также данные о стандартном обмене у этих животных [3] позволили сопоставить количество ассимилированной энергии с пищевыми потребностями отдельных видов. Если сравнивать величины ассимилированной энергии со стандартным обменом, то можно говорить об удовлетворении минимальных пищевых потребностей почти у всех изученных ракообразных. Исключение — *S. danae*, у которого стандартный обмен превышал усвоенную энергию (табл. 6). Если сравнивать данные по питанию с расходами на общий обмен, то только у *E. curticauda* и *C. serrata* количество ассимилированной энергии превышало общий обмен, а у *R. abdominalis*, *E. marina* и *R. nasutus* эти величины были близкими. Но, как показали Т. С. Петипа, Е. В. Павлова, Л. В. Царева и С. А. Пионтковский [6, 12, 17], присутствие пищи значительно снижает локомоторную активность животных, что

в свою очередь должно привести к снижению потребления кислорода. Поэтому, очевидно, дыхание рачков в наших экспериментах должно быть выше значений стандартного обмена, но ниже величин, определенных в больших объемах при отсутствии пищи. Исходя из этого, по-видимому, можно считать, что изученные ракообразные, за исключением *S. danae*, в районах исследования при наличии кормовых организмов в концентрации около 2—3 кал·л⁻¹, состоящих в основном из мелких животных, удовлетворяют свои минимальные пищевые потребности, и, кроме того, часть ассимилированной энергии остается на другие энергетические нужды.

Таблица 6

Суточные величины ассимилированной энергии и дыхательные потребности ракообразных Индийского океана (% энергетического эквивалента массы тела)

Вид животного	Усвоенная пища	Траты на обмен	
		общий	стандартный
<i>Scolecithrix danae</i>	6,5	20,0	13,3
<i>Euchirella curticauda</i>	20,5	15,0	9,6
<i>Cypridina serrata</i>	31,3	21,6	—
<i>Euchaeta marina</i>	32,0	40,0	12,8
<i>Rhincalanus nasutus</i>	33,7	44,0	15,5
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	35,0	43,0	11,6

Выводы. 1. Определены основные элементы энергетического баланса

у шести массовых видов ракообразных тропической области Индийского океана с пониженной трофностью. Все изученные виды — эврифаги с преобладанием хищного типа питания, до 90% суммарной потребленной энергии приходится на животную пищу.

2. Суммарные суточные рационы у отдельных видов составляют 15,0—186,1% энергетического эквивалента массы тела.

3. Отмечены близкие среднесуточные величины эффективности усвоения у большинства копепод при потреблении одноклеточных водорослей и детрита (0,41—0,51 и 0,43—0,57 соответственно), усвояемость животного корма изменяется от 0,42 до 0,77. Среднесуточные величины усвояемости всех видов корма у *R. nasutus* и *C. serrata* значительно ниже — 0,23—0,28.

4. В соотношении отдельных элементов баланса в целом отмечалась единая тенденция — основная часть ассимилированной энергии расходовалась на дыхание животных, а неусвоенная пища состояла в среднем на 60—80% из твердых экскретов.

5. У большинства исследованных животных не обнаружено суточного ритма в питании, наиболее четко он проявлялся только у *C. serrata*, ночной рацион которых в 5 раз превышал дневной. Отмечены суточные изменения в соотношениях отдельных элементов энергетического баланса.

6. Сопоставление экспериментальных данных по питанию ракообразных в среде с концентрацией пищи около 2—3 кал·л⁻¹, состоящей в основном из мелких беспозвоночных животных, с их дыхательными потребностями показало, что у всех видов, за исключением *S. danae*, утилизированной энергии достаточно не только на удовлетворение минимальных пищевых потребностей, но часть ее остается на остальные энергетические нужды.

1. Арашкевич Е. Г. Связь суточного ритма питания и вертикальных миграций *Cypridina sinuosa* (Ostracoda, Crustacea) в западной части экваториальной Пацифики. — Океанология, 1977, 17, вып. 4, с. 707—712.
2. Кузьменко Л. В., Сергеева Л. М. Первичная продукция тропических районов Индийского океана. — См. настоящий сб.
3. Мусаева Э. И., Витек З. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М.: Наука, 1975, с. 358—364.

4. Остапеня А. П. Биомасса и способы ее выражения. — В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа, 1968, с. 20—44.
5. Павлова Е. В., Мельник Т. А. Интенсивность общего обмена у некоторых планктонных ракообразных тропической части Индийского океана. — См. настоящий сб.
6. Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus). — В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 77—84.
7. Павловская Т. В. Возрастные особенности потребления и усвоения пищи у *Euchaeta marina*. — Биология моря, Киев, 1979, вып. 49, с. 92—99.
8. Павловская Т. В., Косихина О. В. Баланс энергии у массовых видов копепод юго-западного сектора южно-атлантического антициклонического круговорота. — Биология моря, Киев, 1979, вып. 49, с. 102—108.
9. Павловская Т. В., Павлютин А. П., Африкова С. Г., Царева Л. В. Питание и трансформация энергии потребленной пищи у массовых форм тропического планктона. — В кн.: Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. Киев: Наук. думка, 1975, с. 181—191.
10. Петипа Т. С. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, 12, с. 130—152.
11. Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. — В кн.: Физиология морских животных. М.: Наука, 1966, с. 60—82.
12. Петипа Т. С. О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 40, с. 28—36.
13. Петипа Т. С., Иванов В. Н. Задачи и некоторые итоги изучения функциональных связей в пелагических сообществах Индийского океана (по результатам 4-го рейса НИС «Профессор Водяницкий»). — См. настоящий сб.
14. Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических копепод. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974, с. 136—152.
15. Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И. и др. Баланс вещества и энергии у веслоногих рачков (Copepoda) в тропических апвеллингах. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М.: Наука, 1975, с. 335—350.
16. 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. М.: Наука, 1971, с. 123—142.
17. Пионтковский С. А. Этологические аспекты питания копепод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1978.
18. 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.
19. Frost B. W. Effect of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. — Limnol. and Oceanogr., 1972, 17, N 6, p. 805—815.
20. Gaudy R. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. — Mar. Biol., 1974, 25, N 2, p. 125—141.
21. Hag S. M. Nutritional physiology of *Metridia luteus* and *M. longa* from Gulf of Maine. — Limnol. and Oceanogr., 1967, 12, N 1, p. 40—51.
22. Hargrave B. T., Geen G. H. Effect of copepod grazing on the natural phytoplankton populations. — J. Fish. Res. Board Can., 1970, 27, N 8, p. 1395—1403.
23. Ikeda T. Feeding rates of planktonic copepods from a tropical sea. — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1977, 29, N 3, p. 263—277.
24. Lockhead J. H. The feeding and swimming of *Conchaecia* (Crustacea, Ostracoda). — Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, 1968, 134, N 3, p. 456—465.
25. Mullin M. M. Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. — In: Some contemporary studies in marine science. London, 1966, p. 545—554.
26. Paffenhofer G. A., Knowles S. C. Feeding of marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. — Mar. Biol., 1978, 48, N 1, p. 143—152.

ENERGY BALANCE IN COPEPODS MASS SPECIES FROM THE INDIAN OCEAN

Summary

The basic elements of energy balance are determined for 6 copepod mass species (*Scolecithris danae*, *Pleuromamma abdominalis*, *Euchaeta marina*, *Euchirella rostrata*, *Rhincalanus nasutus*, *Cypridina serrata* from the tropic region of the Indian Ocean with reduced trophicity. All the studied species are euryphagous organisms, with carnivorous nutrition prevailing. The total day diets of certain species accounted for 15.0-186.1%, of the body mass energy equivalent. Close average diurnal values of assimilation efficiency were marked for most copepods when they fed on unicellular algae and detritus (0.41-0.51 and 0.43-0.57, respectively), assimilation of animal food ranged from 0.42 to 0.77. No diurnal feeding rhythm was observed in most animals under study, it was most pronounced in *C. serrata* only.

УДК 591.531.31:595.3:577.1

Т. В. ПАВЛОВСКАЯ, А. Л. МОРОЗОВА

ИЗУЧЕНИЕ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА И ДИНАМИКИ ГЛИКОГЕНА У *SCOLECITHRIX DANAЕ* (LUBBOCK) В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПИТАНИЯ

В исследовании функционирования экосистем одним из наиболее важных вопросов является выявление взаимосвязи пищевого баланса, уровня энергетических субстратов у гидробионтов и режима их питания.

Химическую энергию для обеспечения физиологических функций клетка и организм животного в целом получают из трех основных компонентов пищи — белков, жиров и углеводов. Энергетическая ценность (эффективность) жиров наиболее высока ($9,3 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$), углеводов и белков она в 2 раза ниже ($4,1 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$). Тем не менее роль углеводов в механизмах накопления, трансформации и расхода энергии значительна и должна быть учтена при расчете энергетических затрат на любом биологическом уровне — от клетки до организма и сообщества.

Углеводный обмен у морских ракообразных являлся предметом исследования ряда авторов [14, 17, 19]. Установлен достаточно высокий уровень резервного гликогена и активности гликолитических ферментов в тканях ракообразных [11], что свидетельствует о значительном использовании углеводов и анаэробных механизмов в продуцировании энергии этими животными. Однако число таких работ незначительно, а результаты зачастую противоречивы.

На некоторых видах планктонных ракообразных показана взаимосвязь характера и интенсивности углеводного обмена от сезона года, времени суток [1, 13], стадий развития животных [15] и типа их питания [20]. В последней работе установили, что у хищных амфипод уровень углеводов в теле выше по сравнению с растительноядными ракообразными.

Энергетический баланс морских планктонтов изучался на ряде видов из различных районов Мирового океана. В результате получены соотношения растительных и животных кормов в их рационе, величины потребления и усвоения пищи, суточная ритмика питания организмов и т. д. [5, 6, 8—10, 16 и др.]. Однако сопоставление имеющихся материалов по энергетическому балансу и углеводному обмену рако-