

ПРОВ 98

Пров. 1980

ПРОВ 2010

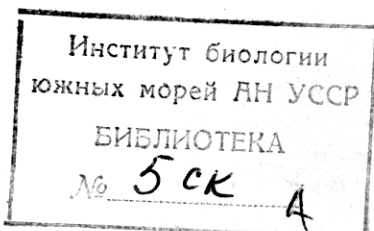
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 2



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1980

В. Е. ЕРОХИН

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАСТВОРЕННЫХ В МОРСКОЙ ВОДЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ

В последнее время все больший интерес вызывают нехищные трофические межорганизменные отношения в морских сообществах при участии растворенных в воде органических и неорганических внешних метаболитов. Впервые предположение о большом значении подобных процессов высказал известный физиолог Август Пюттер [24]. С тех пор представления о роли растворенного органического вещества (РОВ) в жизни водных организмов значительно изменились, пополнились новыми экспериментальными данными, и в них как ведущий вновь был выделен вопрос о трофической роли РОВ в жизни морских организмов. Большая заслуга в систематизации и синтезе относящихся к этой проблеме сведений принадлежит Лукасу [20], который сформулировал концепцию эктокринов, аналогичную гипотезе Пюттера и в то же время существенно отличающуюся от нее.

Межорганизменный обмен внешними метаболитами включает в себя три основных типа процессов: 1) выделение метаболитов в воду; 2) трансформацию их в воде и 3) потребление этих веществ из воды организмами. Эти процессы образуют замкнутую систему обмена в морских сообществах, которая была названа экологическим метаболизмом [7, 9].

Цель настоящей работы — качественный и количественный анализ передачи вещества и энергии с автотрофного на гетеротрофный уровень по цепи «внешние органические метаболиты водорослей → беспозвоночные животные».

Материалы и методы исследований

Экспериментальная часть работы выполнена на базе Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР (ИнБЮМ АН УССР, г. Севастополь), Карадагского отделения ИнБЮМ АН УССР (п. Карадаг) и Мурманского морского биологического института Кольского филиала АН СССР (ст. Дальние Зеленцы).

Исследовано 17 видов массовых морских беспозвоночных животных, представляющих различные классы из пяти следующих систематических типов: Coelenterata, Annelida, Mollusca, Echinodermata и Arthropoda.

Выбор прибрежной зоны Баренцова моря для наших исследований объясняется не только обилием макрофитов — главных продуцентов трофически ценных компонентов РОВ, но и систематическим разнообразием массовых видов беспозвоночных. Все исследованные животные отлавливались для экспериментов на небольшом участке литорали, что имело немаловажное значение в связи с общностью основных экологических условий.

Концентрацию РОВ в различных биотопах прибрежной зоны Баренцова моря определяли методом прямой ультрафиолетовой фотомет-

рии [10]. Концентрацию растворенных углеводов (РУ) находили по методу Стрикленда и Парсонса [33]. При исследовании молекулярного разнообразия растворенных в морской воде органических веществ использовали метод гельфильтрации на нейтральных сефадексах.

Основным источником РОВ в прибрежной зоне моря являются макрофиты, выделяющие в окружающую среду (при жизни и после смерти) половину и даже более синтезированного органического вещества [6, 9, 25, 34]. Поэтому для максимального приближения экспериментов к природным условиям использовали меченые ^{14}C -органические вещества, выделенные нами из массовых для прибрежной зоны видов водорослей. При этом полагали, что полученные соединения по химическому составу наиболее близки к трофически ценным компонентам РОВ (внешним органическим метаболитам), характерным для прибрежной зоны моря.

В качестве модели внешних органических метаболитов водорослей применяли следующие ^{14}C -органические вещества.

1. Меченые субстраты углеводной природы: а) полисахарид- ^{14}C из одноклеточных водорослей *Platymonas viridis*; б) гидролизат- ^{14}C этого полисахарида; в) альгинат- ^{14}C , выделенный из меченых талломов *Fucus vesiculosus*; г) d-глюкоза- ^{14}C промышленного производства.

2. Меченые субстраты, имитирующие сумму растворенных в морской воде органических веществ и аминокислот: а) гидролизат- ^{14}C из одноклеточных водорослей *P. viridis*; б) гидролизат- ^{14}C из талломов *F. vesiculosus*; в) гидролизат- ^{14}C из талломов *Cladophora fracta*; г) смешанный гидролизат- ^{14}C из талломов *Fucus vesiculosus*, *C. fracta*; д) смешанный гидролизат- ^{14}C из *Cystoseira barbata* и *Ceramium diophanum*; е) тирозин- ^{14}C промышленного производства.

Схема проведения эксперимента такова.

Животных помещали в морскую воду с заданной концентрацией меченого субстрата. Через определенные промежутки времени животных извлекали из радиоактивного раствора и измеряли количество накопившихся в теле ^{14}C -органических веществ.

Чтобы уменьшить конкурирующее выедание растворенного субстрата сопутствующей животным микрофлорой, во всех опытах использовали морскую воду, пропущенную через мембранный фильтр № 2 (размер пор $\leq 0,5$ мкм). Воду фильтровали непосредственно перед опытом. В некоторых экспериментах применяли нефильтрованную морскую воду и антибиотики.

Объемы инкубационных сосудов выбирали так, чтобы животные не испытывали в течение опыта кислородного голодания и токсического воздействия выделяемых ими продуктов метаболизма.

Использование того или иного меченого субстрата определялось прежде всего эколого-физиологическими особенностями исследованных животных. Например, в эксперименте с *Saccocirrus papillocercus*, обитающими в районе зарослей *C. barbata* и *C. diophanum*, применяли гидролизат- ^{14}C из этих макрофитов. Животных литорали Восточного Мурмана, где доминируют фукусовые, как правило, содержали на гидролизате- ^{14}C из *F. vesiculosus* и *C. fracta*. В ряде случаев употребляли другие меченые субстраты.

Температура воды в инкубационных сосудах соответствовала температуре воды в биотопе. Время экспозиции животных в радиоактивном растворе определяли в зависимости от цели того или иного эксперимента и варьировали от 1 до 24 ч. Однако во избежание значительного развития микрофлоры продолжительность основной части опытов не превышала 4—6 ч.

Высушенных при 60—105°С животных подвергали радиометрической обработке. При определении удельной радиоактивности основных биохимических соединений из тела животных использовали как сырой,

так и сухой материал. В этой части работы применялись биохимические методы.

Энергетические затраты на дыхание беспозвоночных определяли методом Винклера. Об участии внешних метаболитов в энергетическом обмене судили на основании измерения удельной активности $^{14}\text{CO}_2$, выдыхаемого животными при их содержании в воде с меченым субстратом.

При радиометрической и математической обработке материалов использовали стандартные методические приемы [4, 5].

Результаты и их обсуждение

Растворенные органические вещества некоторых биотопов прибрежной зоны моря. Основная экологическая задача при исследовании потребления РОВ морскими организмами состоит в количественной оценке удельной скорости этого процесса. Для выполнения поставленной задачи необходимо знать реальные условия биотопа и прежде всего степень молекулярного и химического разнообразия внешних метаболитов с точки зрения дальнейшего трофического их использования, парциальные концентрации отдельных форм растворенного органического вещества, в частности одного из основных его компонентов — углеводов.

Концентрацию РОВ и РУ определяли в таких пробах, взятых из разных биотопов: 1) толща воды в районе зарослей макрофитов; 2) грунтовой вода из зарослей *Ascorphyllum nodosum*; 3) смывы со слоевищ массовых видов макрофитов (свободнотекающая вода).

Наиболее высокое содержание РОВ ($18\text{--}26\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) и РУ ($5\text{--}8\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) наблюдается в зарослях макрофитов. В пробах воды, взятых у поверхности, концентрация РОВ составляет $10\text{--}13\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, а РУ — $0,5\text{--}1,7\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. Для придонного слоя воды характерно наиболее высокое содержание РУ ($3\text{--}5\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) при общей сумме РОВ $12\text{--}14\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. В пробах воды, взятых у поверхности, соотношение РУ/РОВ значительно ниже, чем в воде, взятой у дна в зарослях макрофитов. В некоторых случаях содержание РУ в общем фонде РОВ достигает 30% на поверхности и 60% — у дна.

Концентрация РУ в литоральных ваннах с бурыми водорослями изменяется от $0,5$ до $17,2\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, что составляет в отношении к концентрации РОВ от 17 до 37%. Более высокое содержание углеводов отмечено в ваннах верхней литорали. Одним из интересных биотопов исследуемой прибрежной зоны являются супралиторальные ванны, особенно заселенные рачком *Tigriopus brevicornis*. По нашим определениям, концентрация РУ в этих ваннах составляет $9\text{--}15\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, а содержание РОВ — $66\text{--}91\text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Степень полимерности растворенной органики позволяет косвенно судить о ее трофической ценности, трансформации в том или ином биотопе. Для этого мы анализировали пробы воды, взятые в одном биотопе, однако, как предполагалось, различные по степени деструкции. С одной стороны, это было РОВ с преобладанием выделений макрофитов (свободнотекающая вода с талломов макрофитов), с другой — трансформированное органическое вещество грунтовой воды из зарослей этих же макрофитов.

Фракционирование РОВ и РУ на нейтральных сефадексах Г-25 и Г-75 показало, что высокомолекулярные органические вещества выявлены в основном в смывах с макрофитов (исследовано три вида). Так, в смывах с талломов *A. nodosum* почти четверть РОВ составляют высокомолекулярные соединения ($M \geq 50\,000$). Органическое вещество грунтовой воды содержит только 5% макромолекул, а 95% приходится на соединения с молекулярной массой $\leq 10\,000$ (рис. 1).

Согласно последним литературным данным [1, 9, 25, 34], бурые водоросли выделяют в морскую воду от 30 до 35% растворенного органического вещества от валовой продукции. Значительные запасы и высокая продуктивность макрофитов в прибрежной зоне Баренцева моря,

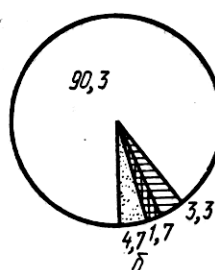
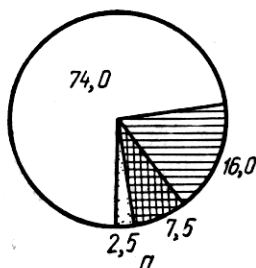
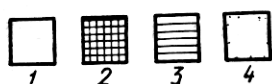


Рис. 1. Соотношение компонентов РОВ и РУ, %, в смывах со слоевищ *A. nodosum* (а) и в грунтовой воде из зарослей этих же макрофитов (б). Фракционирование на сефадексе Г-75. Макромолекулы РОВ (1) и РУ (2); $M \geq 50\ 000$; средне- и низкомолекулярные соединения РОВ (3) и РУ (4), $M \leq 10\ 000$.

с одной стороны, и высокое содержание РУ в общем фонде РОВ — с другой, позволяют предположить, что макрофиты являются одним из основных источников трофически ценных растворенных углеводов в прибрежной зоне моря.

Экологическая роль внешних органических метаболитов может быть весьма разнообразной. Остановимся здесь лишь на трофической функции. Экстраклеточные полисахариды водорослей могут подвергаться гидролизу под действием внеклеточных гидролитических ферментов, выделяемых во внешнюю среду сопутствующими им бактериями [8]. В такой же мере морские бактерии способны к выделению в среду протеолитических ферментов [13], ответственных за появление продуктов распада белков. Конечные продукты гидролиза (моносахара, аминокислоты, некоторые пептиды) могут в свою очередь использоваться бактериями [21, 35 и др.], одноклеточными водорослями [16, 19, 22, 23 и др.] и, очевидно, многими другими группами морских организмов. В то же время сведения о потреблении внешних органических метаболитов водорослей беспозвоночными животными крайне ограничены.

Основные закономерности потребления внешних метаболитов морскими беспозвоночными. Согласно современному представлению о питании морских беспозвоночных, различные формы органического вещества автотрофного происхождения включаются в метаболизм животных по основным каналам, показанным на рис. 2.

Проводимые до настоящего времени исследования не позволяют судить о реальной суммарной мощности 3-го и 4-го каналов, а также каждого в отдельности, так как это связано со значительными методическими трудностями. В наших экспериментах по потреблению внешних метаболитов беспозвоночными можно достоверно оценить главным образом суммарную утилизацию РОВ (3-й и 4-й каналы вместе). Однако в некоторых опытах были предприняты попытки дифференцировать прямую и косвенную (через звено микроорганизмов) утилизацию внешних метаболитов беспозвоночными животными.

Для оценки роли РОВ в общем балансе вещества и энергии водных животных основной интерес представляют величины потребления трофически ценной части РОВ при сравнимых и постоянных концентрациях субстрата. Между тем в реальных условиях существования организма скорости потребления под воздействием варьирующих экологических и физиологических факторов могут изменяться. Поэтому в нашу задачу входил также анализ некоторых зависимостей такого рода. Однако перед рассмотрением результатов экспериментов поясним некоторые термины.

Накопление, удельное накопление и удельная скорость накопления — получаемые непосредственно в эксперименте величины. Потребление, удельное потребление и удельная скорость потребления обозна-

чают расчетные величины, которые могут быть получены только при наличии данных о происходящих одновременно с накоплением метаболических потерях. Последние могут быть найдены при определении выведения метки из тела животных в форме $^{14}\text{CO}_2$ и с органическими экскретами. Понятие о внешних метаболитах включает только трофически ценную часть РОВ безотносительно к другим их функциям.

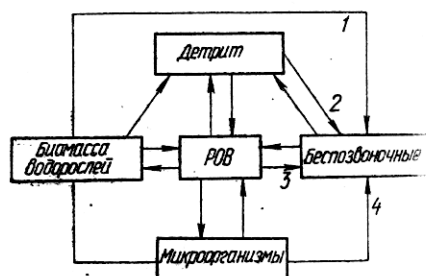


Рис. 2. Основные каналы поступления различных форм органического вещества автотрофного происхождения в метаболизм беспозвоночных.

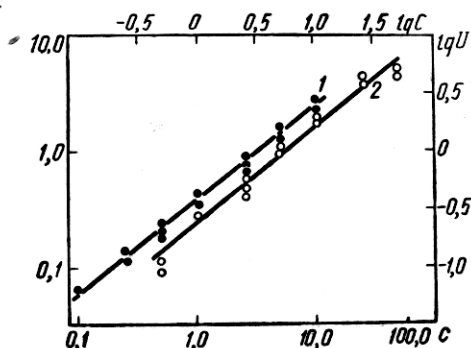


Рис. 3. Зависимость накопления ^{14}C -органических веществ U , $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1}$, за 6 ч опыта в теле *S. papillocerus* от концентрации C , $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$, субстрата:

1 — накопление тирозина- ^{14}C ($U = 0,368 \cdot C^{0,81}$), 2 — накопление гидролизата- ^{14}C ($U = 0,246 \cdot C^{0,83}$).

Динамика накопления внешних метаболитов беспозвоночными и расчет удельных скоростей их накопления. Исследована динамика накопления гидролизата- ^{14}C из *F. vesiculosus*, глюкозы- ^{14}C и полисахарида- ^{14}C из *P. viridis* и его гидролизата- ^{14}C рачками *T. brevicornis*, тирозина- ^{14}C и смешанного гидролизата- ^{14}C из *C. barbata* *C. diaphanum* архианнелидами *Saccocirrus papillocercus*.

Таблица 1

Удельные скорости накопления в теле некоторых беспозвоночных ^{14}C -органических веществ при постоянной концентрации их в воде

Субстрат	Вид	Концентрация субстрата в эксперименте, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$	Удельная скорость накопления, $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
Глюкоза- ^{14}C	<i>Tiaropsis multicirrata</i>	1,0	0,007
Гидролизат- ^{14}C из талломов <i>F. vesiculosus</i>	"	1,0	0,05
Полисахарид- ^{14}C из клеток <i>P. viridis</i>	"	10,0	0,017—0,021
Тирозин- ^{14}C	<i>Saccocirrus papillocercus</i>	1,0	0,045
Гидролизат- ^{14}C из талломов <i>C. barbata</i> и <i>C. diaphanum</i>	"	1,0	0,03
Гидролизат- ^{14}C полисахарида из клеток <i>P. viridis</i>	<i>Tigriopus brevicornis</i>	5,0	0,15—0,18

Измерение накопления ^{14}C -органических веществ в теле животных за короткие промежутки времени свидетельствует о наличии линейного участка на кривой, описывающей зависимость накопления от времени. Наши данные, полученные на различных видах беспозвоночных, показывают, что эта линейность сохраняется в течение 6, 12 и более часов от начала опыта, а затем по различным причинам линейный характер накопления нарушается. Такие участки обнаружены в экспериментах как с клеточными мембранами [15] и изолированными органами [14], так и с интактными организмами [26, 28, 29 и др.].

На основании исследования динамики накопления ^{14}C -органических веществ в теле животных по линейным участкам установленных

Таблица 2

Зависимость удельной величины накопления ^{14}C -органических веществ в теле беспозвоночных животных от концентрации субстрата

Вид	Субстрат	Число измерений	Уравнение	Примечание
Coelenterata				
Tiaropsis multicirrata	Гидролизат II	28	$U = 0,280 \cdot C^{0,89}$	
	Глюкоза- ^{14}C	26	$U = 0,029 \cdot C^{0,86}$	
	Альгинат- ^{14}C	28	$U = 0,024 \cdot C^{0,89}$	
Annelida				
Nereis caudata ¹	Гидролизат IV	12	$U = 0,036 \cdot C^{0,63}$	Гетеронереидная форма
Spionidae ³	Гидролизат III	24	$U = 1,806 \cdot C^{0,74}$	Трохофора
Saccocirrus papillocercus	Тирозин- ^{14}C	25	$U = 0,368 \cdot C^{0,81}$	
	Гидролизат IV	50	$U = 0,246 \cdot C^{0,83}$	
Mollusca				
Ischnochiton albus ²	Гидролизат I	12	$U = 0,198 \cdot C^{0,63}$	Личинки
Buccinum undatum	Гидролизат IV	31	$U = 0,109 \cdot C^{0,94}$	
Arthropoda				
* Calanus finmarchicus ³	Гидролизат III	24	$U = 0,093 \cdot C^{0,97}$	IV—V копеподная стадия
Tigriopus brevicornis	Полисахарид- ^{14}C	27	$U = 0,537 \cdot C^{0,28}$	
	Гидролизат полисахарида- ^{14}C	33	$U = 0,278 \cdot C^{0,68}$	Молодь
Gammarus sp.	Гидролизат IV	20	$U = 0,004 \cdot C^{0,62}$	Личинки
* Pandalus annulicornis ³	Гидролизат II	24	$U = 0,013 \cdot C^{0,99}$	
Echinodermata				
Asterias rubens ²	Гидролизат I	17	$U = 0,209 \cdot C^{0,83}$	Личинки
* Strongylocentrotus droebachiensis ³	Гидролизат III	24	$U = 1,109 \cdot C^{0,90}$	Личинки
	Гидролизат IV	26	$U = 0,216 \cdot C^{0,72}$	

Примечание. Уравнения рассчитаны автором на основании собственных экспериментальных данных и по материалам Бурлаковой З. П. [1], Хайлова К. М. [2] и Вайчюлис В. А. [3]: гидролизат I — гидролизат- ^{14}C из талломов *F. vesiculosus*; гидролизат II — смешанный гидролизат- ^{14}C из талломов *F. vesiculosus* и *S. fructa*; гидролизат III — гидролизат- ^{14}C из талломов *S. fructa*; гидролизат IV — смешанный гидролизат- ^{14}C из талломов *S. barbata* и *S. diaphanum*.

* В пропущенную через мембранный фильтр № 2 морскую воду добавляли антибиотики по приписки Стифенса и Шински [32].

зависимостей рассчитаны удельные скорости накопления внешних метаболитов при постоянной концентрации их в воде (табл. 1). С другой стороны, полученные данные позволили определить оптимальные сроки экспозиции животных в морской воде с меченым субстратом, что имело важное значение при проведении дальнейших экспериментов по потреблению внешних метаболитов.

Накопление внешних метаболитов при различной концентрации их в морской воде. На основании анализа 17 экспериментальных зависимостей, полученных на 12 видах беспозвоночных животных при использовании различных субстратов, предложен способ аппроксимации опытных данных, по нашему мнению, более удобный при исследовании потребления внешних метаболитов, чем применяемый ранее [26—29].

На рис. 3 показан пример зависимости накопления ^{14}C -органических веществ в теле *S. papillocercus* от концентрации тирозина- ^{14}C и гидролизата- ^{14}C в морской воде. В обычных прямоугольных координатах эти зависимости аппроксимируются функцией вида

$$U = aC^b,$$

где U — содержание ^{14}C -органических веществ в теле животных, $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1}$ за 6 ч (время опыта); C — концентрация меченого субстрата, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$; a и b — коэффициенты.

Коэффициенты имеют важное экологическое значение, так как a отражает уровень накопления внешних метаболитов различными бес-

позвоночными, а b характеризует изменение скорости процесса с увеличением концентрации.

Параметры уравнений приведены в табл. 2. Величины коэффициента b для всех исследованных видов беспозвоночных животных находятся в пределах 0,62—0,99, за исключением *T. brevicornis*, при содержании которого на полисахариде- C^{14} из *P. viridis* b составляет 0,28. Столь низкий коэффициент определяется, вероятно, особенностями потребления полисахарида. Коэффициент a варьирует от 0,004 у молоди *Gammarus* sp. до 1,806 у личинок *Spionidae* (стадия трохофора).

Таблица 3

Накопление различных компонентов растворенного органического вещества морской воды моллюсками

Вид	n	$W \pm S_w$	Гидролизат I $(\bar{x} \pm S_{\bar{x}})$	Гидролизат II $(\bar{x} \pm S_{\bar{x}})$	Глюкоза- ^{14}C $(\bar{x} \pm S_{\bar{x}})$	Тирозин- ^{14}C $(\bar{x} \pm S_{\bar{x}})$	Альгинат- ^{14}C $(\bar{x} \pm S_{\bar{x}})$
Gastropoda							
<i>Acmaea testudinalis</i>	30	$154,4 \pm 43,8$	$0,284 \pm 0,005$	$1,313 \pm 0,590$	$0,220 \pm 0,143$	$0,387 \pm 0,072$	0
<i>Acanthodoris pilosa</i>	12	$22,2 \pm 4,8$	$0,262 \pm 0,006$	$1,811 \pm 0,036$	—	$0,860 \pm 0,098$	0
<i>Dendronotus arborescens</i>	45	$32,2 \pm 9,2$	$0,180 \pm 0,032$	$0,941 \pm 0,070$	$0,353 \pm 0,027$	$0,353 \pm 0,018$	0
Amphineura							
<i>Ischnochiton albus</i>	39	$44,4 \pm 6,6$	$0,059 \pm 0,014$	—	$0,109 \pm 0,022$	$0,038 \pm 0,012$	$0,053 \pm 0,001$
Bivalvia							
<i>Mytilus edulis</i>	42	$34,3 \pm 6,5$	$0,234 \pm 0,011$	$0,776 \pm 0,183$	$0,402 \pm 0,089$	$0,340 \pm 0,069$	$0,040 \pm 0,008$

Примечание. n — число измерений; $W \pm S_w$ — средняя сухая масса животных с учетом ошибки среднего, мг; $\bar{x}$ — среднее значение удельной скорости накопления ^{14}C -органических веществ в теле животных, $мг \cdot мг^{-1}$ сухой массы в сутки; $S_{\bar{x}}$ — ошибка среднего. Гидролизат I — смешанный гидролизат- ^{14}C из талломов *F. vesiculosus* и *S. fructa*; гидролизат II — гидролизат- ^{14}C из талломов *S. fructa*. Концентрация субстрата $1 \text{ мг} \cdot л^{-1}$. Время экспозиции 24 ч. Использована морская вода, пропущенная через мембранный фильтр № 2.

Полученные нами зависимости накопления C^{14} -органических веществ беспозвоночными из морской воды с разными концентрациями меченого субстрата можно использовать для различных трофодинамических расчетов. Удельные скорости накопления внешних метаболитов ($мг \cdot мг^{-1} \cdot ч^{-1}$) можно рассчитать для любой концентрации субстрата, используя уравнения из табл. 2. При этом необходимо иметь в виду, что динамика накопления ^{14}C -органических веществ в теле всех исследованных животных (за исключением *Ischnochiton albus* и *Asterias rubens*, у которых она не исследована) имеет линейный характер в течение 6 ч от начала эксперимента. При экстраполяции опытных данных к условиям биотопа необходимо обязательно учитывать, что при больших концентрациях (более $10 \text{ мг} \cdot л^{-1}$) в воде аналогов субстрата, не содержащих метки, наблюдаемое накопление ^{14}C -органических веществ будет уменьшаться за счет изотопного разбавления.

Накопление внешних метаболитов различной химической природы. Количественные данные по накоплению ^{14}C -органических веществ различной химической природы беспозвоночными частично приведены в предыдущем разделе. Кроме того, в экспериментах с медузами *Tiaropsis multcirrata* изучали накопление глюкозы- ^{14}C , альгината- ^{14}C и смешанного гидролизата- ^{14}C из талломов *F. vesiculosus* и *S. fructa*. Показано, что в среднем удельная скорость накопления глюкозы- ^{14}C и альгината- ^{14}C на порядок меньше удельной скорости накопления

гидролизата- ^{14}C . Различие в удельной скорости накопления углеводов и смеси аминокислот наблюдалось нами и в других экспериментах (с иными животными и субстратами).

При использовании субстратов одинакового химического состава, но разной молекулярной массы (полисахарид- ^{14}C из клеток *P. viridis* и гидролизат- ^{14}C этого полисахарида) удельные величины накопления ^{14}C -органических веществ в теле рачков *T. brevicornis* также различаются.

При исследовании моллюсков установлено (табл. 3), что удельные величины накопления сходны в пределах не только близких видов одинаковой массы, но и класса (например, накопление глюкозы- ^{14}C и тирозина- ^{14}C представителями *Gastropoda* и *Bivalvia*). Кроме того, последние неодинаково накапливают альгинат- ^{14}C . Ни один из исследованных видов *Gastropoda* не потребляет альгинат- ^{14}C , а *I. albus* и *M. edulis* имеют близкие удельные величины накопления этого субстрата. Отсюда следует, что удельные величины накопления различных по химической природе субстратов определяются, вероятно, биохимическими особенностями обмена животных, их способностью трансформировать и утилизировать те или иные химические соединения.

Таблица 4

Удельные величины накопления ^{14}C -органических веществ в теле рачков *Tigriopus brevicornis* и *Callinectes crenulatus* при содержании их на различных субстратах

Субстрат	Параметры выборки			
	$\bar{x}$	$\frac{S}{\bar{x}}$	$x_{\max}$	$x_{\min}$
Тирозин- ^{14}C	0,243 0,033	0,0027 0,0010	0,254 0,037	0,231 0,029
Гидролизат- ^{14}C кладофоры	2,555 0,143	0,0792 0,0173	2,896 0,217	2,214 0,068
Смесь гидролизатов- ^{14}C фу- куса и кладофоры	1,520 0,065	0,0349 0,0027	1,670 0,077	1,370 0,054
Глюкоза- ^{14}C	1,736 0,039	0,0705 0,0081	2,039 0,073	1,433 0,004
Альгинат- ^{14}C	1,889 0,088	0,1691 0,0023	2,617 0,098	1,162 0,078

Примечание. Для каждого субстрата приводятся величины параметров двух видов рачков — *T. brevicornis* и *C. crenulatus*, $\bar{x}$ — среднее значение удельной величины накопления меченого субстрата, мкг·мг $^{-1}$ сухой массы за сутки. Условия опыта такие же, как и в табл. 3.

Субстраты, применявшиеся при изучении накопления ^{14}C -органических веществ в теле моллюсков, были изучены и в опыте с ракообразными. Установлено (табл. 4), что особых отличий в удельных величинах накопления глюкозы- ^{14}C , альгината- ^{14}C и смешанного гидролизата- ^{14}C в теле *T. brevicornis* не наблюдается. Величины накопления тирозина- ^{14}C и гидролизата- ^{14}C кладофоры у обоих исследованных видов различаются довольно значительно. При сравнении величин накопления моносубстратов в теле *T. brevicornis* оказывается, что удельные величины накопления тирозина- ^{14}C ниже, чем глюкозы- ^{14}C .

Таким образом, на основании вышеизложенного представляется возможным сделать заключение, что химическая природа внешних метаболитов является, наряду с концентрацией их в морской воде, еще одним фактором, существенно влияющим на потребление РОВ беспозвоночными. Из этого следует, что при различных трофодинамических расчетах необходимо обязательно учитывать индивидуальную способность потребления внешних метаболитов исследуемыми животными.

Влияние сопутствующей беспозвоночным животным микрофлоры на накопление ими внешних метаболитов. Наша задача не сводилась

к полной элиминации сопутствующих беспозвоночным животным микроорганизмов. В большинстве экспериментов мы ограничивались фильтрацией воды через мембранный фильтр № 2, что значительно снижало количество микроорганизмов в воде инкубационных сосудов. Возможная роль организмов-симбионтов, обитающих на поверхности тела и в пищевом канале, в питании исследованных животных принималась за физиологическую норму и специально не учитывалась.

Однако в некоторых случаях наряду с оценкой суммарной утилизации внешних метаболитов (3-й и 4-й каналы, схема на рис. 2) мы пытались определить, насколько велико поступление внешних метаболитов через звено микроорганизмов в целом (4-й канал). В нашем представлении сравнение 3-го и 4-го каналов потребления внешних метаболитов является самостоятельной, причем сложной проблемой.

Опыты проводили на 11 видах беспозвоночных животных. Для подавления деятельности микрофлоры использовали хлортетрациклин ($40 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) и смесь пенициллина ($5 \cdot 10^5 \text{ ед} \cdot \text{л}^{-1}$) со стрептомицином ($55 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Основой для выбора концентрации антибиотиков послужили литературные данные [32].

Нами показано, что применяемые концентрации антибиотиков вызывают увеличение или уменьшение удельных величин накопления глюкозы- ^{14}C у половины видов исследованных беспозвоночных. Максимальное отличие от контроля (глюкоза- ^{14}C в профильтрованной через мембранный фильтр № 2 морской воде) не более чем втрое (*T. breviscognis*). Последнее можно объяснить действием антибиотиков как на сопутствующую микрофлору, так и непосредственно на животных [3]. Отсюда применение антибиотиков с целью элиминации бактериального звена при изучении потребления внешних метаболитов беспозвоночными животными следует считать нецелесообразным, особенно в очень высоких концентрациях, какие применяли в подобных случаях [12]. Использование же умеренных концентраций антибиотиков, препятствующих развитию микрофлоры [32] в сочетании с фильтрацией воды через мембранный фильтр № 2, дает возможность получить вполне допустимые величины для трофодинамических расчетов первого приближения. В экспериментах, не связанных с дифференциацией прямого потребления внешних метаболитов беспозвоночными, достаточно ограничиться фильтрацией воды через бактериальные фильтры.

Включение внешних метаболитов в биосинтез беспозвоночных животных. Очевидно, что увеличение радиоактивности животных в воде с ^{14}C -РОВ, позволяя констатировать «накопление», не объясняет, происходит ли оно на поверхности тела без включения в обмен или же внешние метаболиты включаются в обмен и процессы роста.

С помощью метода радиоавтографии нами исследовано распределение метки в морфологических структурах тела медуз *T. multicirrata* при содержании их в морской воде с глюкозой- ^{14}C , альгинатом- ^{14}C и гидролизатом- ^{14}C из таллов *F. vesiculosus*. Показано, что РОВ концентрируется в органах гастроваскулярной системы, в гонадах и в комплексе краевых органов. Максимальные зоны засвечивания эмульсии наблюдаются в области ротовых лопастей (губ) и желудка [2].

На этом же виде медуз исследовано включение метки в состав спирторастворимой и спиртонерастворимой фракций тела медуз при содержании животных в морской воде с различными концентрациями смешанного гидролизата- ^{14}C из таллов *F. vesiculosus* и *C. fracta*. Кроме того, анализировали изменение удельной активности гликогена- ^{14}C в теле медуз при использовании в качестве меченого субстрата глюкозы- ^{14}C .

Полученные результаты свидетельствуют о неравномерном распределении метки в исследованных фракциях. Удельная активность соединений, растворимых в 80%-ном этаноле (свободных аминокислот, угле-

водов, частично липидов и т. д.), при увеличении концентрации субстрата от 1 до 20 мг·л, возрастает намного больше, чем спиртонерастворимых, являющихся относительно стабильными биохимическими структурами. Удельная активность гликогена- ^{14}C линейно зависит от концентрации субстрата только в пределах от 1 до 10 мг·л $^{-1}$, после чего наблюдается загиб кривой (рис. 4).

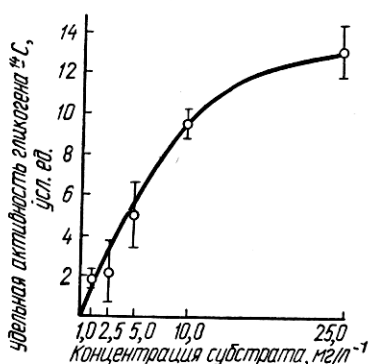


Рис. 4. Включение ^{14}C -органических веществ в гликоген- ^{14}C из тела *T. multicirrata* при различных концентрациях субстрата (глюкозы- ^{14}C) в морской воде.

Опыты по определению включения метки в состав белков и липидов *T. brevicornis* также показывают использование утилизированных внешних метаболитов на пластический обмен. Наиболее интенсивно метка включается в белки и менее интенсивно — в липиды тела, хотя она и обнаружена во всех основных фракциях липидов — фосфолипидах, холестерине, свободных жирных кислотах, триглицеридах и эфирах холестерина [11].

В аналогичных опытах с *A. rubens* в качестве меченого субстрата использовали полисахарид- ^{14}C из *P. viridis* при концентрации 2,5 мг·л $^{-1}$. Показано наличие метки в составе белков и липидов. Кроме основных фракций липидов, отмеченных для *T. brevicornis*, ^{14}C -органические вещества расходуются на синтез каротиноидов. Установлено также, что *T. brevicornis*, *Gammarus locusta* и *A. rubens* способны утилизировать глюкозу- ^{14}C до конечных продуктов, что подтверждается появлением метки в выдыхаемом животными углекислым газе. Если поместить *T. brevicornis*, инкубированных в течение 12 ч в растворе с глюкозой- ^{14}C , в проток с морской водой, в первые 6 ч наблюдается потеря до 30% метки из тела животных.

Соотношение некоторых элементов балансового равенства при потреблении растворенной в воде и твердой пищи морскими беспозвоночными. Как было показано выше, накопленные в теле животных ^{14}C -органические вещества участвуют в процессах биосинтеза белков, липидов и углеводов, а определенная часть РОВ используется в энергетическом обмене и выводится из организма в виде конечных продуктов метаболизма. Это дает возможность дифференцировать общий прирост организмов P за счет потребления взвешенной (твердой) пищи P_p и трофически ценных компонентов РОВ — P_d . Остальные параметры балансового равенства при потреблении организмами внешних метаболитов будут представлены суммой энергетических эквивалентов их затрат на дыхание T_d , жидких экскретов E_d и неусвоенной пищи F_d . В наших расчетах принято, что усвояемость РОВ равна 100% ($F_d=0$). Следовательно, рацион при потреблении РОВ R_d выражается уравнением

$$R_d = P_d + T_d + E_d.$$

Прирост определяется по величине накопления меченых соединений в теле животных, а метаболические траты ($T_d=Q$) — по потреблению кислорода либо по выведению метки из организма (T_d+E_d).

О роли внешних органических метаболитов водорослей в общем энергетическом бюджете организма можно судить по соотношению $P_d(R_d)$ с энергетическими затратами на дыхание Q . В табл. 5 приведены рассчитанные нами по собственным и литературным данным ориентировочные величины P_d/Q и R_d/Q .

Чтобы получить более точное соотношение между потреблением внешних метаболитов и твердой пищи, мы использовали метод двойной метки предлагаемой животным пищи: на основании данных одного и

того же эксперимента можно сделать заключение о роли внешних метаболитов в питании беспозвоночных, о предпочтительности той или иной пищи и т. д.

Как твердую пищу использовали меченные по ^{32}P макрофиты (*Ulva* sp.). Сумму растворенных в морской воде внешних органических метаболитов водорослей имитировали тотальным кислотным (HCl) гидролизатом меченных по ^{14}C талломов *C. fracta*.

Таблица 5

Ориентировочные величины P_d/Q и R_d/Q для некоторых беспозвоночных, рассчитанные с учетом концентрации трофически ценных РОВ в биотопе

Вид	Сухая масса, мг	Субстрат	Концентрация трофически ценных РОВ в биотопе, мг·л ⁻¹	P_d/Q , %	R_d/Q , %
<i>Acmaea scabra</i>	23	Гидролизат- C^{14} из <i>P. viridis</i>	11,8—14,5	42—52	—
<i>Acmaea digitalis</i>	59	То же	11,8—14,5	33—41	—
<i>Tigriopus brevicornis</i>	0,014	" "	10,0	30	90
<i>Calanus finmarchicus</i> копеподиты (V)	—	" "	5,0	3	10
<i>Ophiopholis aculeata</i>	500—1500	Гидролизат- C^{14} из <i>F. vesiculosus</i>	2,67	33	44
<i>Ophiopholis aculeata</i>	650	Глюкоза- C^{14}	5,3	—	15

Показано, что на I и II стадиях развития *Sphaeroma serratum* P_d/W (W — сухая масса животных) — постоянная величина. В то же время соотношение P_p/W увеличивается от I ко II стадии более чем в 3 раза. При концентрациях пищи, близких к природным (избыток твердой пищи), и концентрации внешних метаболитов 10 мг·л⁻¹, что вполне реально для зарослей макрофитов, на I стадии развития *S. serratum* $P_d/P_p=2,6\%$, а на II только 0,7%. Полученные данные подтверждают выводы о незначительной трофической роли РОВ для морских ракообразных [11, 12, 31, 32]. Однако необходимо подчеркнуть, что вопрос о трофической роли растворенного в морской воде органического вещества не решается однозначно для всех видов беспозвоночных, так как величины потребления ими внешних метаболитов могут различаться на два-три порядка (см. табл. 2). Приведенные выше расчеты (см. табл. 5) показывают, что за счет РОВ, и в частности внешних органических метаболитов водорослей, может быть компенсировано до 30—50% и выше материально-энергетических затрат исследованных животных на дыхание. О значительной роли РОВ в энергетическом бюджете морских беспозвоночных свидетельствуют и литературные данные [26, 30, 31]. Отсюда следует, что роль внешних метаболитов в питании некоторых (преимущественно низкоорганизованных) беспозвоночных может быть достаточно велика, чтобы учитывать этот дополнительный источник питания в трофодинамических расчетах.

В связи с изложенным хочется вспомнить работы Августа Крога [17, 18], в которых показано, что за счет питания растворенным в воде органическим веществом может быть покрыто до одной четверти энергии, расходуемой на обмен. Основанием для такого вывода послужили опыты с моллюсками *Dreissensia*, дафниями, рыбами и головастиками [17], поэтому можно считать, что вывод Крога распространяется в основном на пресноводных беспозвоночных. Межорганизменные метаболические связи морских беспозвоночных, по-видимому, более выражены. Это предположение подтверждается данными Г. К. Стифенса [30], который показал, что скорость потребления глюкозы и аминокис-

лот пресноводными беспозвоночными значительно ниже, чем у морских. Однако, по нашему мнению, трофическая роль внешних метаболитов для беспозвоночных далеко не столь велика, как это можно было бы предположить, исходя из гипотезы Августа Пюттера.

1. Бурлакова З. П. Одноклеточные и многоклеточные водоросли — продуценты растворенного органического вещества в море. — В кн.: Химические ресурсы морей и океанов. М.: Наука, 1971, с. 155—162.
2. Верховская И. Н., Габелова Н. А., Зиновьева Е. Г. и др. Метод меченых атомов в биологии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1955. — 510 с.
3. Ерохин В. Е. Накопление и утилизация медузами *Tiaropsis multicerrata* растворенных в морской воде метаболитов водорослей. — Биол. науки, 1971, № 10, с. 24—30.
4. Красильников Н. А. Антагонизм микробов и антибиотические вещества. — М.: Сов. наука, 1958. — 340 с.
5. Парчевская Д. С. Статистика для радиоэкологов. — Киев: Наук. думка, 1969. — 112 с.
6. Хайлов К. М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны. — Тр. Мурман. мор. биол. ин-та, 1964, 5, с. 49—56.
7. Хайлов К. М. Перспективы динамической биохимии моря. — Океанология, 1965, 5, № 1, с. 3—13.
8. Хайлов К. М. Микробиологические процессы внеклеточного гидролиза полисахаридов, растворенных в морской воде. — Микробиология, 1968, 37, № 3, с. 518—522.
9. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. — Киев: Наук. думка, 1971. — 252 с.
10. Хайлов К. М., Бурлакова З. П. Определение концентрации растворенного органического вещества морской воды методом прямой ультрафиолетовой фотометрии. — В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по химии моря. М.: Наука, 1968, с. 53—54.
11. Хайлов К. М., Ерохин В. Е. Вопросы утилизации растворенных органических веществ рачками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus finmarchicus*. — Океанология, 1971, 11, № 1, с. 117—126.
12. Anderson J. W., Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. 6. Role of epiflora in apparent uptake glycine by marine crustaceans. — Mar. Biol., 1969, 4, N 3, p. 243—250.
13. Ankel H., Martin S. M. Hydrolysis of polyaminoacids by an extracellular protease from *Penicillium cyanoflavum*. — Biochem. J., 1964, 91, N 2, p. 431—438.
14. Ferguson J. C. Transport of amino acids by starfish digestive glands. — Comp. Biochem. and Physiol., 1968, 24, N 4, p. 921—931.
15. Harris J. E., Friedman L. The study of membrane function by observation of the change in rate of transcellular migration of amino acids. — Biochemistry, 1967, 6, p. 2814—2819.
16. Hellebust J. A., Guillard R. R. L. Uptake specificity for organic substrates by the marine diatom, *Melosira nummuloides*. — J. Phycol., 1967, 3, N 3, p. 132—135.
17. Krogh A. Über die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung von Wassertieren. — L. Vergl. Physiol., 1930, 12, N 2, p. 668—681.
18. Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organisms. — Biol. Rev., 1931, 6, N 4, p. 412—442.
19. Lewin R. A. Heterotrophy of diatoms. — J. Gen. Microbiol., 1953, 9, N 2, p. 305—313.
20. Lucas C. E. Interrelationships between aquatic organisms mediated by external metabolites. — In: Oceanography. Invited lectures. Washington: AAAS, 1961, p. 499—518.
21. McLeod R. A., Onofrey E., Norris M. E. Nutrition and metabolisms of marine bacteria. 1. Survey of nutritional requirements. — J. Bacteriol., 1954, 68, N 3, p. 680—686.
22. North B. B., Stephens G. C. Uptake and assimilation of amino acids by *Platymonas*. 2. Increased uptake in nitrogen-deficient cells. — Biol. Bull., 1971, 140, N 2, p. 242—254.
23. North B. B., Stephens G. C. Amino acid transport in *Nitzschia ovalis* arnott. — J. Phycol., 1972, 8, N 1, p. 64—68.
24. Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. — Jena: Fischer, 1909. — 230 S.
25. Sieburth J. Studies on algal substances in the sea. 3. The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1969, 3, N 3, p. 275—279.
26. Southward A. J., Southward E. C. Observation on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. 3. Uptake in relation to organic content of the habitat. — Sarsia, 1972, N 50, p. 29—45.
27. Stephens G. C. Uptake of glucose from solution by the solitary coral, *Fungia*. — Science, 1960, 131, p. 1532.
28. Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. 1. Uptake of glucose by the solitary coral, *Fungia scutaria*. — Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., 1962, 123, N 3, p. 648—659.

29. *Stephens G. C.* Uptake of amino acids by the bamboo worm. *Clymenella torquata*. — *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, 1962, 123, N 3, p. 512—518.
30. *Stephens G. C.* Dissolved organic material as nutritional source for marine and estuarine invertebrates. — In: *Estuaries* / Ed. G. H. Lauff. Washington: AAAS, 1965, p. 367—373.
31. *Stephens G. C.* Dissolved organic matter as a potential source of nutrition of marine organisms. — *Amer. Zool.*, 1968, 8, N 1, p. 95—106.
32. *Stephens G. C., Schinske R. A.* Uptake of amino acids by marine invertebrates. — *Limnol. Oceanogr.*, 1961, 6, N 2, p. 175—181.
33. *Strickland J. D. H., Parsons T. R.* A practical handbook of seawater analysis. — *Ottawa*, 1968. — 167 p. — (Fish. Res. Board Can.; Bull. 167).
34. *Wetzel R. G.* Excretion of aquatic macrophytes. — *Bio Sci.*, 1969, 19, N 6, p. 539—540.
35. *Wright R. T., Hobbie J. E.* The uptake of organic solutes in lake water. — *Limnol. Oceanogr.*, 1965, 10, N 1, p. 22—28.

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

Поступила в редколлегию
02.09.78

V. E. EROKHIN

INVERTEBRATES CAPACITY FOR UTILIZING ORGANIC SUBSTANCES DISSOLVED IN SEA WATER

Summary

17 mass invertebrate species are stated to be capable of accumulating and utilizing from sea water 10 organic substances of autotrophic origin, which are different in their chemical composition and molecular weight and initiate external organic metabolites of algae. The studied compounds are shown to be involved in the plastic and energy metabolism, to participate in the synthesis of the complex biochemical components of the invertebrate body and to be oxidated to the final metabolism products, being excreted as CO₂ and other excretions. The experimental data obtained indicate that at close-to-natural concentrations of trophically valuable components of a dissolved organic substance certain invertebrates may make up for about 30—50% respiration-consumed energy.

УДК 577.472

А. П. ГОРДИЕНКО, М. Н. ЛЕБЕДЕВА, Ю. Н. ТОКАРЕВ

ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ЭКСТРЕМУМАХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В НЕКОТОРЫХ МОРЯХ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

В океане широко распространены бактерии, обладающие способностью светиться [5, 11]. Н. В. Морозова-Водяницкая еще в 1948 г. предположила, что сильное бактериальное свечение, возможно, происходит вслед за «цветением» моря в воде, обогащенной органическим веществом. В прибрежных районах океана, подверженных влиянию стока рек, также часто наблюдалось интенсивное свечение моря как результат массового развития бактериопланктона на органических частицах, выносимых реками. Имеются описания, когда большие пространства океана перед устьями таких многоводных рек, как Амазонка, Конго и Ганг, были охвачены свечением. Бактериальное свечение можно ожидать и в областях стыка холодных и теплых вод, где происходит массовая гибель организмов [11].

Распределение бактерий, как и прочих планктонных организмов в море, неравномерно и обусловлено биотическими и абиотическими факторами среды. Отбор проб по стандартным горизонтам хотя и вскрывает эту особенность в распределении организмов [2, 8, 18], од-