

ПРОВ. 1200

ПРОВ 98

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

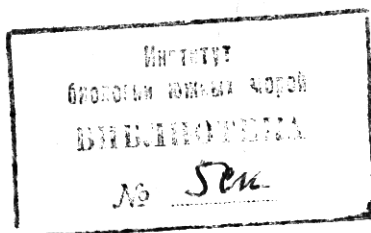
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 39

ВОПРОСЫ ГИДРОБИОЛОГИИ ПЕЛАГИАЛИ
И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД
ЮЖНЫХ МОРЕЙ



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

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

Поступила в редколлегию
2.IX 1975 г.

УДК 597.08:552.3

В. Д. Чмыр, Н. В. Шадрин

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

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

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

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

где r_1 — радиоактивность корма, r — радиоактивность животных, C_1 — количество корма в опыте.

Биологическая интерпретация значений C_y , полученных при экспозициях, близких к суточным, по данным различных авторов, колебалась в пределах от валовой до эффективной продукции [8, 12, 16]. Точное определение этого показателя весьма сложно, так как количество остающегося к концу экспозиции в организме животного меченого вещества является итогом кинетики обмена между организмом и средой [2, 21]. Суточное значение C_y , отнесенное к массе животного в углеродном выражении C , можно принять в качестве показателя накопления вновь усвоенного меченого вещества. Значения C_y/C находятся в четкой зависимости от условий опытов, например концентрации пищи [8, 5], что позволяет использовать этот показатель для трофической характеристики условий обитания животных.

При исследовании природного зоопланктона важно добиться максимального приближения к условиям естественного обитания. С этой целью был предложен метод [12], согласно которому в водоеме изолируется максимально возможный объем воды, куда добавляется радиоуглерод. Мечение фитопланктона происходит в процессе фотосинтеза в течение опыта, параллельно идет мечение зоопланктона. Работа послужила началом ряда исследований природного зоопланктона радиоуглеродным методом в аналогичной и в сходных модификациях. Чтобы оценить продукцию зоопланктона, радиоуглеродный метод сначала был применен для определения накопления суммарным зоопланктоном органического вещества фитопланктона [12, 16]. Получаемые величины накопления, отнесенные к биомассе суммарного зоопланктона, соответственно меньше близких к ним по смыслу показателей C_y/C Ю. И. Сорокина. Впоследствии было показано [13], что эти отношения находятся в четкой зависимости от трофических условий обитания природного зоопланктона и могут быть использованы как показатели сравнительной интенсивности продукционного процесса.

Э. А. Шушкина [17] применила радиоуглеродный метод также для определения накопления растительноядным зоопланктоном всего органического вещества взвеси, включающей как фитопланктон, так и детрит.

Радиоуглеродный метод был использован также и для исследования трофической структуры естественных планктонных сообществ [1, 14, 15].

Для случая, когда C^{14} добавляется непосредственно в опыт [12], была предложена формула расчета накопления суммарным зоопланктоном органического вещества фитопланктона (B_{01}), допуская, что оно потребляется в той же пропорции, что и вновьобразованное в течение опыта меченое вещество (P_1):

$$C_y = \frac{r}{r_1} (P_1 + B_{01}). \quad (2)$$

Э. А. Шушкина [17] предложила для проведения экспериментов с природным зоопланктоном использовать заранее помеченные водоросли, а расчет накапливаемого вещества пищи (C_y) производить, считая, что зоопланктон потребляет суммарное вещество взвешенной органики (D) в той же пропорции:

$$C_y = \frac{r}{r_1} D. \quad (3)$$

Полученные значения C_y Э. А. Шушкина использовала для расчета продукции растительноядного зоопланктона.

Пытались также оценить продукцию зоопланктона (в том числе и хищного) путем объединения радиоуглеродного метода с математическим моделированием [19].

Однако при определении продукции перечисленными способами используются непроверенные допущения, а полученные с их помощью данные трудно сопоставить с данными других методов, особенно с результатами прямых измерений прироста. Наиболее точные расчеты можно было бы произвести, зная скорость роста отдельных организмов, составляющих сообщество в природных условиях. Сложность получения таких данных, особенно для организмов микро- и мезопланктона, составляющих основную по массе часть зоопланктона, очевидна. В настоящей работе мы попытались определить прирост заранее помеченных организмов естественной популяции *Paracalanus parvus* (Claus) по скорости выведения радиоактивности в естественной, неактивной среде.

Методика. Эксперименты были проведены в Черном море в октябре 1972 г. по следующей схеме. Вода, взятая утром с поверхности моря у мыса Херсонес, наливалась в 10-литровые склянки и свеживалась затем через сифон, входной конец которого был оборудован воронкой, затянутой ситом № 67. Таким образом достигалась концентрация зоопланктона, в пять раз превышающая естественную. В склянки было добавлено по 50 мл культуры, меченой по C^{14} водоросли *Nephrochloris salina* общей радиоактивностью около 500 тыс. *имп/мин*. В дальнейшем в течение семи дней радиоактивность взвеси поддерживалась на том же уровне. Концентрация C^{14} в склянках не превышала 2—3 *мккюри* на литр и поэтому накоплением животными радиоактивности непосредственно из воды можно пренебречь.

После экспозиций в течение трех и семи суток 20 литров воды, содержащей меченые водоросли (диаметр клеток около 5 *мкм*) свеживали через сифон, оборудованный ситом. Оставшийся зоопланктон трижды промывался от радиоактивных водорослей, заливался свежей, фильтрованной через сито морской водой, выдерживался в ней в течение 3 ч и делился на две части. Первая часть (контроль) фиксировалась формалином для определения исходной активности зоопланктона. Другая часть (опыт) переливалась в 50-литровый аквариум, заполненный через сито свежей морской водой, так что концентрация зоопланктона уравнивалась с исходной, естественной его концентрацией. После суточной экспозиции эта проба также фиксировалась. Из фиксированных проб была отобрана популяция *P. parvus* и разделена на несколько возрастных групп. Вес животных определялся по их объему при помощи номограмм Л. Л. Численко [11]. После высушивания определялась радиоактивность.

Результаты. Полученные исходные данные приведены в табл. 1. Экспериментальные значения интенсивности выведения метки были рас-

Таблица 1

Накопление и выведение радиоуглеродной метки популяцией *Paracalanus parvus*

Стадия	Продолжительность мечения, сутки	Средний вес 1 экз., мг	Количество экземпляров	Радиоактивность в конце мечения R'_0 , $\text{имп} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$	Интенсивность выведения за сутки $\frac{\Delta R'}{R_0}$, %
♀	3	11,25	13	57	7
	7	11,25	8	131	31
V	3	7,50	9	64	27
	7	7,50	18	93	26
III—IV	3	3,00	34	43	33
	7	3,00	36	51	20
I—II	3	1,12	60	14	64
	7	1,50	21	50	59
Nauplii	3	0,52	40	7,1	84
V—VI	7	0,50	5	4,4	99

считаны по формуле:

$$\frac{\Delta R'}{R_0'} = \frac{R_0' - R_k}{R_0'}, \quad (4)$$

где R_k — радиоактивность организма в конце опыта на выведение,
 R_0' — радиоактивность организма такого же веса в начале опыта на выведение.

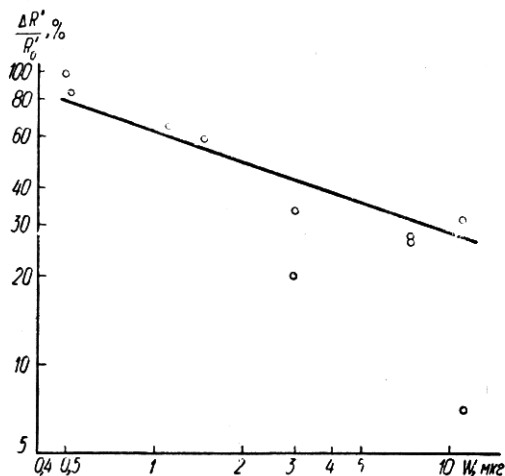


Рис. 1. Зависимость условной суточной потери метки от веса возрастных стадий популяции *Paracalanus parvus*.

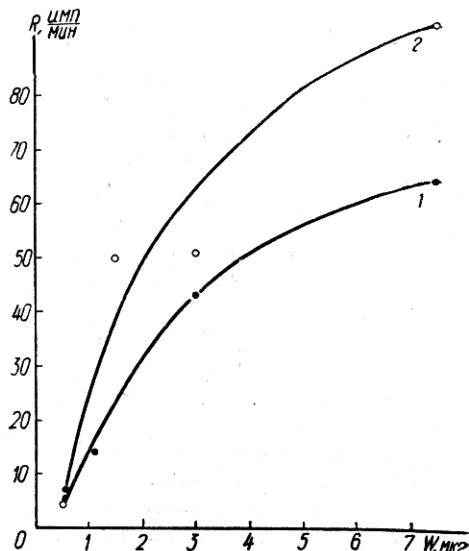


Рис. 2. Радиоактивность растущих возрастных стадий *Paracalanus parvus*:
 1 — после трехсуточного мечения, 2 — после семисуточного мечения.

По полученным экспериментальным значениям интенсивности выведения была рассчитана степенная зависимость ее от веса:

$$\frac{\Delta R'}{R_0'} = 0,624W^{-0,358}. \quad (5)$$

График этой зависимости изображен на рис. 1. В дальнейшем в таблицах даны теоретические значения $\frac{\Delta R'}{R_0'}$, существенно отличающиеся от экспериментальных значений, приведенных в табл. 1.

На рис. 2 представлены построенные графическим способом по экспериментальным данным теоретические линии зависимости радиоактивности растущих организмов популяции (до V копепоидитной стадии включительно) от их веса после трех и семи суток мечения. Приводимые в последующих таблицах значения R_0' соответствуют теоретическим линиям (рис. 2) и могут несколько отличаться от экспериментальных значений, приведенных в табл. 1.

Очевидно, что для растущих организмов значение $\Delta R'/R_0'$ не будет соответствовать действительному значению интенсивности выведения метки данным организмом, которая может быть записана

$$\frac{\Delta R}{R_0} = \frac{R_0 - R_k}{R_0}, \quad (6)$$

где R_0 — радиоактивность данного организма в начале опыта на выведение. Поскольку радиоактивность животных возрастает с увеличением их веса, из [4] и [6] видно, что значения $\Delta R'/R_0'$ будут тем больше зна-

чений $\Delta R/R_0$, чем выше скорость роста организма в течение опыта на выведение. И только для нерастаущих взрослых организмов эти значения будут равными.

Используя теоретическое описание выведения меченого вещества из организма, сделанное Г. Г. Винбергом [2] для идеального случая, когда вновьусвоенное вещество вовлекается в обмен на равных основаниях с ранее ассимилированным, суточное значение отношения $\Delta R/R_0$ в нашем эксперименте можно записать:

$$\frac{\Delta R}{R_0} = 1 - e^{-\left(\frac{T}{W}\right)}, \quad (7)$$

где T — траты на обмен.

Согласно зависимости (5), значение $\Delta R'/R'_0$, а следовательно, и $\Delta R/R_0$ для взрослых рачков *P. parvus* равно 26,2%. Поскольку вес организмов известен (11,25), из уравнения (7) находим суточные траты вещества на обмен, которые равны 3,43 мкг или 0,305 массы тела. Тогда зависимость трат вещества от веса, принимая показатель степени при W равным 0,86, для популяции *P. parvus* запишем:

$$T = 0,43W^{0,86}, \quad (8)$$

где W и T выражены в микрограммах сырого веса. Уравнения (7) и (8) позволяют на основании приведенных в табл. 1 данных по выведению радиоуглеродной метки рассчитать исходную радиоактивность каждого организма, фиксированного в конце опыта на выведение метки, что позволяет найти его исходный вес, а следовательно, и прирост (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Интенсивность прироста на возрастных стадиях *Paracalanus parvus* по результатам трехсуточного мечения

Стадия	Исходные данные						R_0 , $\mu\text{мг} \cdot \text{мин}^{-1}$	Прирост		
	W_k , мкг	R'_0 , $\mu\text{мг} \cdot \text{мин}^{-1}$	$\Delta R'/R'_0$, %	R_k , $\mu\text{мг} \cdot \text{мин}^{-1}$	T , мкг $\times$ сутки $^{-1}$	$\Delta R/R_0$, %		W_0 , мкг	P , мкг $\times$ сутки $^{-1}$	P/W , %
♀	11,25	57,0	26,2	42,05	3,43	26	57,0	11,25	0,00	00
V	7,50	64,0	30,4	44,60	2,41	27	61,5	6,30	1,20	17
IV	3,96	50,4	38,1	31,20	1,39	30	44,2	3,22	0,74	21
III	2,34	36,0	46,1	19,40	0,88	32	28,3	1,77	0,57	28
II	1,53	24,3	53,7	11,27	0,62	33	16,8	1,08	0,45	35
I	1,08	16,7	60,9	6,53	0,46	34	10,0	0,77	0,31	33
Nauplii VI	0,83	11,4	66,8	3,78	0,36	35	6,0	0,62	0,21	29
V	0,48	2,4	81,5	0,44	0,23	38	0,7	0,42	0,06	13

По кривой зависимости радиоактивности от веса в начале опыта (рис. 2) находим значения R'_0 для всех стадий развития. Из уравнения (5) находим значения $\Delta R'/R'_0$. Из уравнения (4) рассчитываем значения R_k :

$$R_k = R'_0 \left(1 - \frac{\Delta R'}{R'_0}\right). \quad (9)$$

Из уравнения (8) находим значения T , а затем из уравнения (7) — действительные значения $\frac{\Delta R}{R_0}$ для всех возрастных стадий. Из уравнения (6) находим значение R_0 :

$$R_0 = \frac{R_k}{1 - \frac{\Delta R}{R_0}}. \quad (10)$$

По кривым зависимости радиоактивности от веса (рис. 2) находим значения исходного веса (W_0), соответствующие значениям исходной радиоактивности (R_0), а затем рассчитываем интенсивность прироста (3) за время опыта по разнице $W_K - W_0$.

В табл. 2 приведены результаты, полученные по данным трехсуточного мечения зоопланктона. Для старших копеподитов получены значения удельного прироста, равные 17—21%, затем они возрастают до 30—

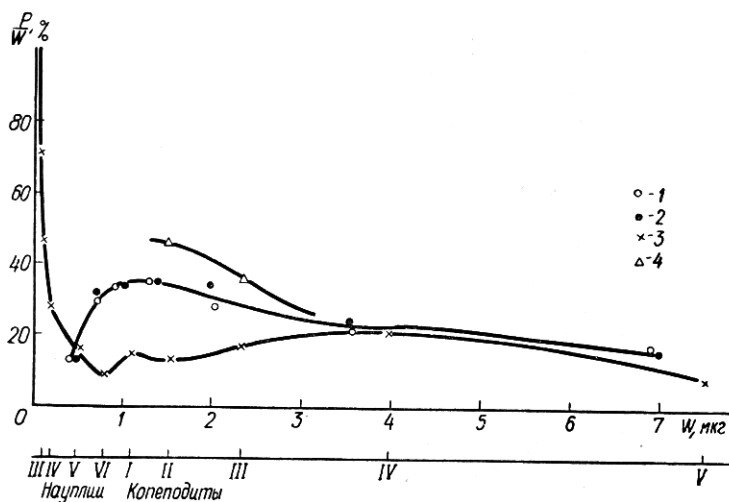


Рис. 3. Удельный суточный прирост возрастных стадий *Paracalanus parvus* (1, 2, 3) и *Pseudocalanus elongatus* (4).

1, 2 — по данным радиоуглеродного метода: 1 — мечение в течение 3 суток, 2 — мечение в течение 7 суток; 3, 4 — по данным длительного культивирования (Сажина, 1973).

35% у младших копеподитов и старших стадий науплиев и снова снижаются до 13% у науплиев средних возрастных групп. Близкие значения приростов получены и по данным семисуточного предварительного мечения зоопланктона (табл. 3)..

Таблица 3

Интенсивность прироста на возрастных стадиях популяции *Paracalanus parvus* по результатам семисуточного мечения

Стадия	Исходные данные						R_0 , имп.·мкг ⁻¹	Прирост		
	W_K , мкг	R'_0 , имп.·мкг ⁻¹	$\frac{\Delta R'}{R_0}$, %	R_K , имп.·мкг ⁻¹	T , мкг × сутки ⁻¹	$\frac{\Delta R}{R_0}$, %		W_0 , мкг	P , мкг × сутки ⁻¹	$P \cdot \frac{1}{W}$, %
♀	11,25	131,0	26,2	96,60	3,43	26	131,00	11,25	0,00	00
V	7,50	93,0	30,4	64,80	2,41	27	89,00	6,44	1,06	15
IV	3,96	73,00	38,1	45,10	1,39	30	64,00	3,12	0,84	24
III	2,34	53,7	46,1	28,90	0,88	32	42,20	1,67	0,67	34
II	1,53	39,2	53,7	18,10	0,62	33	27,00	1,07	0,46	35
I	1,08	27,5	60,9	10,80	0,46	34	16,50	0,76	0,32	35
Nauplii VI	0,83	19,6	66,8	6,50	0,36	35	10,00	0,60	0,23	32
V	0,48	4,2	81,5	0,78	0,23	38	1,25	0,42	0,06	13

На рис. 3 приведены полученные кривые интенсивности прироста в сравнении с аналогичными данными, полученными для этого вида Л. И. Сажинной [6] в процессе длительного культивирования животных в лаборатории при совпадающих с нашими температурных условиях

(18—19°). Интенсивности прироста средних и старших копепоидитов довольно близки. Однако экспериментальные данные интенсивности прироста младших копепоидитов и старших науплиальных стадий оказываются примерно вдвое выше полученных при культивировании. Повышенный удельный прирост младших копепоидитов — характерная особенность многих видов веслоногих [6], например *Pseudocalanus elongatus* (см. рис. 3); возможно, что в условиях естественной популяции оно проявляется также и у молоди *P. parvus*.

По данным радиоуглеродного метода, суточные траты вещества на обмен у самок *P. parvus* составили 30,5% массы тела. Согласно неопубликованным данным Е. В. Павловой, измерения кислородным методом в сходных температурных условиях дали для самок этого вида близкую величину интенсивности обмена — 25% массы тела в течение суток. Л. М. Сушеня [9] приводит для копепоид рассчитанное им на основании достаточно надежных литературных данных осредненное уравнение зависимости обмена от веса:

$$Q = 0,2W^{0.78}, \quad (11)$$

где Q — мл $O_2/ч$, W — г сырого веса. Согласно этому уравнению, самка *P. parvus* весом 12 мг при 20° С потребляет 0,5 мл O_2 /сутки, т. е. (при ДК=1) тратит 0,27 мг С, что составляет около 0,31 части абсолютного содержания углерода в теле рачка.

Экспериментальные данные о характере выведения радиоуглерода пометными организмами *Daphnia pulex* в неактивной среде приведены в работе Х. Метца [22]. Используя также данные о кислородном обмене организмов этого вида в сходных температурных условиях, приведенные в работе С. Ричмэна [23], мы провели сравнение интенсивности обмена у дафний, рассчитанной радиоуглеродным и кислородным методами по данным этих авторов. С. Ричмэн приводит в своей работе данные о потреблении кислорода на единицу сухого веса. Необходимо было выразить обмен и массу тел дафний в углеродных единицах. В работе С. Ричмэна приводится биохимический состав сухого вещества дафний и дыхательный коэффициент, который для питающихся дафний равен 1,0. Поскольку примерное весовое содержание углерода в белках (0,52), жирах (0,70) и углеводах (0,40) известно, это позволило рассчитать уравнение зависимости суточных трат углерода на обмен от содержания углерода в телах дафний по данным С. Ричмэна:

$$T = 0,31W^{0.891}, \quad (12)$$

где T и W выражены в мг С.

В опытах Х. Метца [22] измерялась радиоактивность в начале (I_{n-1}) и в конце (I_n) двухсуточного опыта на выведение метки и рассчитывался коэффициент выведения (I_{AR}):

$$I_{AR} = \sqrt{\frac{I_n}{I_{n-1}}}. \quad (13)$$

Интенсивность выведения в том смысле, в каком она принята в нашей работе, является обратной величиной по отношению к коэффициенту (I_{AR}) и может быть получена путем вычитания этого коэффициента из 1:

$$\frac{\Delta R}{R_0} = 1 - I_{AR}. \quad (14)$$

Значения интенсивности обмена, рассчитанной по данным Х. Метца (уравнение (7), радиоуглеродный метод) и по данным С. Ричмэна (уравнение (12), кислородный метод), приводятся в табл. 4. Хотя конкретные значения различаются значительно, средние по шести определениям

довольно близки

фактически совпадают, что еще раз подтверждает принципиальную возможность использования предлагаемой модификации радиоуглеродного метода для измерения обмена питающихся животных.

Таблица 4

Интенсивность обмена *Daphnia pulex*

Номер опыта	W, мг С	Радиоуглеродный метод (по Метцу [22])		Кислородный метод (по Ричмену [23])
		$\frac{\Delta R}{R_0}$	$\frac{T}{W}$	$\frac{T}{W}$
1	3,01	0,24	0,276	0,282
2	3,71	0,12	0,131	0,269
3	5,37	0,20	0,224	0,212
4	6,43	0,17	0,182	0,181
5	7,75	0,16	0,175	0,154
6	9,23	0,24	0,276	0,133
Среднее	5,92	0,19	0,211	0,208

Рассматривая исходные данные, приведенные в табл. 1, следует отметить устойчивые высокие экспериментальные значения выведения радиоуглерода, полученные для организмов минимальных размеров (59—99%) и значительный разброс этих значений у старших копепоидов и самок (от 7 до 33%). На графике (рис. 1), выполненном в двойной логарифмической системе (по вертикали — выведение, по горизонтали — сырой вес), большинство точек располагается вблизи прямой, соответствующей приведенному выше уравнению степенной функции (5). Для расчета уравнения методом наименьших квадратов были взяты средние значения для каждой весовой группы. В расчет не были приняты два наблюдения, давшие значительные отклонения. Полученное уравнение (5) позволяет оценить значения $\Delta R'/R_0'$ у взрослых организмов популяции не по отдельным наблюдениям (давшим, к тому же, значительный разброс), а с учетом данных, полученных для всех организмов популяции. Для нерастущих, взрослых организмов значение $\Delta R'/R_0'$ совпадает с действительным значением выведения метки $\Delta R/R_0$, что позволяет рассчитывать для них интенсивность обмена по уравнению (7). Для остальных, растущих возрастных стадий значения $\Delta R/R_0$ могут быть определены из того же уравнения (7), если известна степень, с которой изменяется обмен в зависимости от веса.

Значение показателя степени в уравнении зависимости обмена от веса, как правило, меньше единицы и в большинстве случаев изменяется в пределах 0,7—0,9 [9]. Осредненные для различных групп ракообразных (9) значения показателя находятся в пределах от 0,777 до 0,875. Только для *Artemia salina* он приводится равным 0,7. Согласно данным Л. М. Сушени [9], значение показателя степени в уравнениях зависимости обмена от сухого веса выше, а в уравнениях зависимости обмена от сырого веса — несколько ниже. Если содержание углерода в организмах в зависимости от их веса выражается также степенной функцией с близкими значениями показателя степени, можно ожидать, что при измерении массы тела в единицах углерода показатель степени в уравнении зависимости обмена от веса окажется равным единице. В работе Х. Метца [22] приводится целая серия таких зависимостей содержания углерода в телах дафний от их объема. Поскольку данные Х. Метца по интенсивности выведения радиоуглерода (см. табл. 4) для дафний весом от 3 до 9 мг С не показывают определенной зависимости от массы тела,

выраженной также в единицах углерода, Х. Метц предположил, что и интенсивность углеродного обмена дафний не зависит от массы тела, выраженной в углеродных единицах. Если бы это предположение оказалось справедливым, интенсивность выведения радиоуглеродной метки была бы одинаковой для всех членов популяции, что значительно упростило бы определение прироста предлагаемым методом. В подтверждение своих выводов Х. Метц ссылается на работу Л. Б. Слободкина [24]. Однако эта работа, в которой измерялось количество энергии, необходимое для поддержания популяций дафний, вряд ли может служить подтверждением выводов о характере углеродного обмена.

Согласно исследованиям С. Ричмэна [23], показатель степени в уравнении зависимости обмена дафний от сухого веса равен 0,881. При переходе же к углеродному выражению массы тел (см. уравнение (12)) показатель степени возрастает незначительно — лишь до 0,891. Рассчитанные в некоторых работах уравнения зависимости обмена ракообразных от массы тела, выраженной в сухом веществе [10] или энергетическом эквиваленте [18], имеют значения показателя степени 0,70—0,71, т. е. близкие к нижнему, а не к верхнему его пределу. В свете этих данных представления Х. Метца [22] об углероде как структурном элементе, относительное содержание которого определяет интенсивность обмена организма, требует более тщательного обоснования.

В наших расчетах использован показатель степени, равный 0,856, полученный с высокой достоверностью Л. М. Сушеной [9] по данным Р. Й. Коновера [20] для наиболее мелких представителей морских копепоид, к которым можно отнести *P. pagvus*. В выборе показателя степени имеется некоторая вынужденная производительность. Мы использовали показатель, близкий по значению к верхней границе изменений. В дальнейшем необходимо провести специальные исследования радиоуглеродным методом, чтобы установить закономерности выведения углерода разновозрастными организмами популяций различных видов.

Важным преимуществом предлагаемого метода определения интенсивности прироста планктонных животных является его относительная автономность — возможность применения без дополнительных определений интенсивности обмена, концентрации пищи и т. д.

Э. А. Шушкина [17] для определения продукции растительноядных копепоид тропического зоопланктона радиоуглеродным методом также использовала теоретические расчеты Г. Г. Винберга [2], согласно которым для описанного уже идеального случая значение $\frac{P}{B}$ может быть выражено следующим уравнением:

$$\frac{P}{B} = \frac{T}{W} \cdot \frac{C_y/C - \kappa}{\kappa}, \quad (15)$$

где $\kappa = 1 - e^{-\left(\frac{T}{W}\right)}$. В состав этого уравнения входят значения C_y/C и T/W , для определения которых необходимы параллельные измерения концентрации пищи и интенсивности обмена животных. Согласно Э. А. Шушкиной и Б. Я. Виленкину [18], зависимость обмена от массы тела для тропических копепоид может быть выражена следующим уравнением:

$$T = 1,01W^{0,71}, \quad (16)$$

где W и T выражены в милликалориях. И. В. Ивлева [4] считает, что при температурных условиях, при которых проводились опыты Э. А. Шушкиной (28—30° С), интенсивность обмена копепоид значительно выше. Зависимость обмена от веса для этой температуры в тех же единицах (милликалориях), по И. В. Ивлевой, может быть записана так:

$$T = 2,32W^{0,73}. \quad (17)$$

Согласно И. В. Ивлевой [4], заниженные значения обмена для тропического зоопланктона получены [18] из-за того, что зоопланктон для определения обмена поднимался сетью с глубины 200 м, где животные находились при низкой температуре.

Таблица 5

Вторичная продукция, рассчитанная по данным Э. А. Шушкиной [17] на основании данных об интенсивности обмена копепоид Э. А. Шушкиной, Б. Я. Виленкина [18] и И. В. Ивлевой [4]

Номер опыта	W, мкг	$\frac{C_y}{C}$, %	Данные Э. А. Шушкиной и Б. Я. Виленкина		Данные И. В. Ивлевой	
			$\frac{T}{W}$, %	$\frac{P}{W}$, %	$\frac{T}{W}$, %	$\frac{P}{W}$, %
1	1,0	75	100	18	232	—
2	2,3	61	80	10	185	—
3	7,0	45	58	2	134	—
4	3,2	76	72	20	166	—
5	4,5	91	66	59	152	24
6	12,5	42	48	4	110	—
7	9,8	82	52	54	121	20
8	22,9	60	41	33	95	—
9	3,9	28	68	—	157	—
Среднее	7,4	67	65	25	151	—

В табл. 5 дается сравнение величин продукции, полученных Э. А. Шушкиной [17] радиоуглеродным методом и рассчитанных нами по тем же данным и той же методике, но с использованием интенсивности обмена по И. В. Ивлевой (уравнение (17)). В первом случае получены довольно высокие положительные значения продукции, во втором — преимущественно отрицательные значения, что нельзя признать возможным для естественных условий существования зоопланктона. Таким образом [18] и [4] получены взаимоисключающие (в смысле применимости для расчета продукции) данные по обмену. Не может быть полной уверенности и в точности получаемых значений C_y/C .

При внесении C^{14} в опыт [12] радиоактивность приобретает не все вещество корма, а только вновьобразованное вещество первичной продукции (P_1). Следовательно, непосредственно в таком опыте учитывается только накопление этого вещества C_y' :

$$C_y' = \frac{r}{r_1} P_1. \quad (18)$$

Использование коэффициента $\left(\frac{r}{r_1}\right)$ также для расчетов параллельного накопления немеченого вещества исходной биомассы фитопланктона (уравнение (2)) является спорным [16].

Действительно, в опыте с добавлением заранее помеченного корма животные относительно равномерно накапливают радиоактивность в течение всего опыта. При добавлении же C^{14} в опыт накопление животными радиоактивности с кормом в начале опыта равно нулю, так как питание осуществляется за счет немеченого корма. В простейшем случае линейного возрастания радиоактивности пищи r_1 отношение $\frac{r}{r_1}$ следовало бы увеличить вдвое, чтобы использовать его в качестве показателя для расчета накопления немеченого вещества. Если построить график изменения r_1 за время опыта t , то поправочный коэффициент, на который следует умножить отношение $\frac{r}{r_1}$, будет равен отношению площади пря-

моугольника со сторонами, равными конечным значениям r_1 и t к площади, которую описывает кривая. Определив значение поправочного коэффициента K , накопление зоопланктоном вещества фитопланктона можно рассчитать по уравнению

$$C_y'' = \frac{r}{r_1} P_1 + \frac{Kr}{r_1} B_{01}. \quad (19)$$

Аналогично запишется формула для расчета накопления зоопланктоном всего взвешенного органического вещества (D):

$$C_y = \frac{r}{r_1} P_1 + \frac{Kr}{r_1} D. \quad (20)$$

Сравним получаемые по формулам (18), (19), (20) значения C_y/C , рассчитанные по результатам определений, проведенных автором в 1965 г. в экваториальной Атлантике (табл. 6). В течение суток зоопланктон накапливал органического вещества (% биомассы суммарного зоопланктона): первичной продукции — до 5 (в среднем 3), фитопланктона — до 13 (в среднем 5), взвешенной органики — до 46 (в среднем 26).

Зависимость получаемых для отдельных видов животных значений C_y/C от концентрации пищи общепризнана [5, 8]. Графики такой зависимости для трех разновидностей C_y/C , полученных для суммарного зоопланктона экваториальной Атлантики, представлены на рис. 4, а.

Таблица 6

Относительное количество накапливаемого углерода зоопланктоном экваториальной Атлантики за счет первичной продукции (P_1), исходной биомассы фитопланктона (B_{01}), исходной органической взвеси (D)

Номер станции	Вес зоопланктона, мг С/м³	Коэффициент накопления органического вещества пищи			Концентрация пищи, мг С/м³			Накопление углерода (C_y/C , %) за счет		
		$\frac{r}{r_1}$, %	K	$\frac{Kr}{r_1}$, %	P_1	B_{01}	D^*	P_1	P_1+B_{01}	P_1+D
1407	41,0	3,94	2,00	7,88	17,2	5,25	110	1,61	2,66	22,80
1420	30,0	2,86	1,66	4,75	28,3	8,30	200	2,70	4,00	34,37
1435	8,9	1,99	1,68	3,35	12,7	5,60	60	2,81	4,95	25,39
1458	8,9	1,61	1,85	2,98	18,3	5,00	110	3,37	4,94	40,11
1506	24,7	2,81	2,00	5,62	22,8	7,10	110	2,60	4,21	27,61
1512	14,8	2,92	1,60	4,67	20,4	4,30	110	4,05	5,40	38,72
1524	30,0	3,06	1,73	5,30	21,6	6,45	110	2,20	3,33	21,63
1544	11,9	2,20	1,60	3,52	8,8	4,10	50	1,60	2,86	16,39
1559	31,7	4,05	2,00	8,10	7,5	2,00	30	0,95	1,48	8,61
1559	30,0	3,98	2,00	7,96	8,7	2,00	30	1,17	1,70	9,10
1557	11,5	1,02	1,66	1,69	36,2	23,00	210	3,22	6,61	34,09
1578	9,0	1,03	1,70	1,75	47,7	37,80	210	5,45	12,78	46,33

* Для большинства станций приведены ориентировочные ожидаемые значения концентрации органической взвеси.

В природных сообществах, где количества корма и потребителей взаимосвязаны, интенсивность накопления пищи животными должна зависеть также от относительного количества пищи [13] (рис. 4, б).

Коэффициенты регрессии приведенных на рис. 4 зависимостей достоверны при уровне значимости 0,01, если нормированное отклонение (t) равно или больше 3,06. Среднее квадратическое отклонение значений $\lg y$ от теоретической линии регрессии (σ) несколько ниже, а коэффициенты корреляции (r) заметно выше в группе зависимостей C_y/C от относительной концентрации пищи (рис. 4, б). Согласно статистической характеристике, все приведенные зависимости достоверны, что подтверждает потребление животными как живого фитопланктона, так и

мертвого органического вещества, отфильтрованного на фильтрах № 5 с диаметром пор порядка 1 мкм.

Однако среднее значение интенсивности обмена копепод, рассчитанное для условий наших опытов (средняя t 24° С), по И. В. Ивлевой [4], почти втрое превышает среднее значение C_y/C , полученное с учетом потребления взвешенной органики*, что исключает возможность получения положительных значений продукции по уравнению (13) Э. А. Шуш-

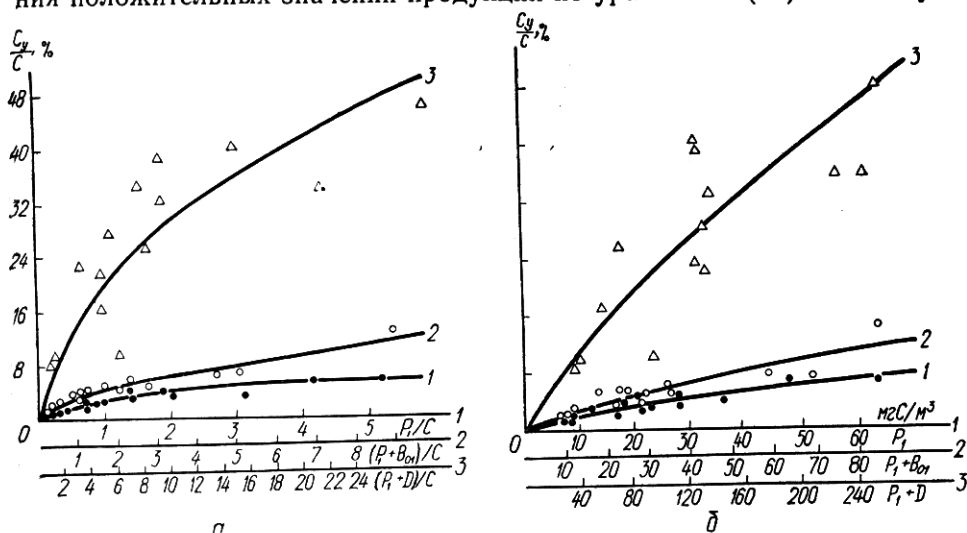


Рис. 4. Зависимость суточных коэффициентов накопления зоопланктоном вещества первичной продукции (1), всего фитопланктона (2) и всей органической взвеси (3) от их абсолютной (а) и относительной (б) концентрации в опыте:

а: 1 — $\lg y = -0,53 + 0,72 \lg x$, $\sigma = 0,122$, $r = 0,85$, $t = 5,92$; 2 — $\lg y = -0,41 + 0,72 \lg x$, $\sigma = 0,119$, $r = 0,88$, $t = 6,56$; 3 — $\lg y = -0,22 + 0,78 \lg x$, $\sigma = 0,142$, $r = 0,81$, $t = 5,24$;
 б: 1 — $\lg y = 0,38 + 0,53 \lg x$, $\sigma = 0,068$, $r = 0,89$, $t = 6,50$; 2 — $\lg y = 0,51 + 0,55 \lg x$, $\sigma = 0,065$, $r = 0,97$, $t = 13,05$;
 3 — $\lg y = 0,95 + 0,52 \lg x$, $\sigma = 0,145$, $r = 0,83$, $t = 5,18$.

киной, как и в случае с данными Э. А. Шушкиной [17] в Тихом океане. В связи с этим следует иметь в виду возможность получения заниженных значений C_y из-за неравномерного потребления зоопланктоном различных по размеру частиц взвеси. В 50-м рейсе НИС «Витязь» автором были проведены определения относительного содержания в составе меченой взвеси частиц разных размерных фракций в конце опытов по мечению природного зоопланктона в 140-литровом батометре. Определения проводились путем фильтрования взвеси фильтрами № 6, 5 и 3, сложенными вместе в той же последовательности, и измерения их радиоактивности. От 50 до 90% меченой взвеси оставалось на верхнем фильтре № 6 (диаметр отверстий 3—10 мкм), 10—42% — на фильтре № 5 и только 4—18% — на фильтре № 3. На основании этих данных были построены графики (рис. 5) относительной доступности радиоактивной взвеси для наиболее многочисленных групп в составе проб зоопланктона в опытах «мелкие копеподы» и «науплии+копеподиты» в зависимости от относительного содержания во взвеси фракции фильтра № 6, радиоактивность которой обозначена на рисунке R' . На графике приведены данные девяти опытов, проведенных с добавлением меченых водорослей (главным образом *Gymnodinium*) и двух опытов с добавлением C^{14} в опыт (точки на графике выделены). Расположение точек свидетельствует о явной тенденции возрастания доступности взвеси по мере увеличения относительного содержания крупных частиц. Очевидно, даже для наиболее тонких фильтраторов океанического планктона предпочтительны частицы

* Хищники составляли менее 1/3 всего зоопланктона, так что их влияние на приведенные расчеты не существенно [7].

более 3—10 мкм. Для других групп планктона какой-либо закономерности в расположении точек не наблюдается. Можно предположить, что для более грубых фильтраторов и, возможно, хватателей предпочтительными являются еще более крупные частицы, которые в наших опытах не были фракционированы. В среднем соотношение меченой извеси на фильтрах № 6, 5 и 3 равно 7 : 2 : 1.

По данным Веллерсхауза [25], численность частиц органической взвеси в океане с увеличением их размеров уменьшается, а общая масса

заключенного в них вещества — увеличивается. Поскольку, согласно приведенным выше данным (рис. 5), интенсивность потребления частиц возрастает с увеличением их размеров, не исключено, что действительное потребление органической взвеси значительно больше полученного Э. А. Шушкиной [17] в Тихом океане (табл. 5) или полученного автором в Атлантике (табл. 6), что согласуется с данными И. В. Ивлевой [4] по обмену тропических copepod. Вероятно, в таких опытах необходимо использовать меченые водоросли с максимальными размерами клеток, в идеальном же случае необходимо приближение размерного спектра частиц меченого корма к таковому природной органической взвеси.

Таким образом, предлагаемая модификация радиоуглеродного метода позволяет производить параллельные определения обмена и прироста возрастных стадий популяций массовых видов фильтраторов зоопланктона в условиях естественного сообщества в естественной неактивной среде.

Хотя отдельные положения методики требуют уточнения, полученные значения приростов вполне сопоставимы с данными непосредственных измерений роста животных при их культивировании в лабораторных условиях.

Полученные значения интенсивности обмена также вполне согласуются с данными кислородного метода. Расчет интенсивности обмена $D. pulex$ предлагаемым методом по литературным данным приводит фактически к полному совпадению с данными кислородного метода.

Предлагаемый метод имеет значительные преимущества перед другими модификациями радиоуглеродного метода определения вторичной продукции, поскольку исключает необходимость специальных трудоемких исследований обмена животных и концентрации пищи в среде. Автоматичность метода позволяет исключить ошибки, присущие вспомогательным методам, а также ошибки за счет недостаточно корректной привязки данных этих методов к условиям опытов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вардапетян С. М., Гутельмахер Б. Л., Озерецковская Н. Т. Применение радиоуглеродного метода для изучения трофических взаимоотношений в планктоне. — ДАН СССР, 1971, 197, 3, 705—707.

2. Винберг Г. Г. Пути количественного изучения потребления пищи водными животными. — Журн. общ. биол. 1964, 25, 4, 254—266.

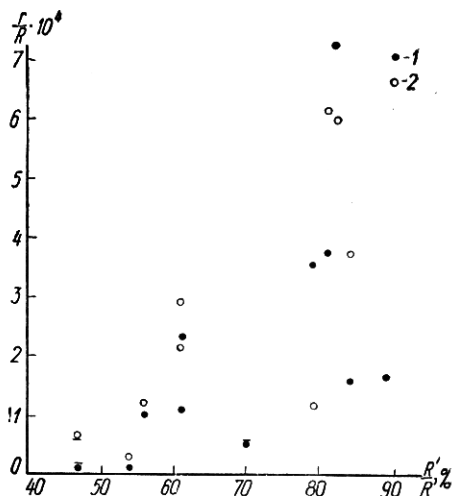


Рис. 5. Доли меченого органического вещества взвеси, накапливаемые на 1 мг сырого веса зоопланктона в зависимости от содержания частиц крупнее 3—10 мкм:

r — радиоактивность зоопланктона, R — радиоактивность меченой взвеси; 1 — мелкие copeподы, 2 — науплии + copeподиты.

3. Винберг Г. Г. Общие закономерности роста животных. Методы определения продукции водных животных. Минск, «Выш. школа», 1968, 45—59.
4. Ивлева И. В., Аболмасова Г. И., Ракицкая Л. В. Скорость обмена массовых видов зоопланктона из умеренных и тропических вод Атлантического океана.— В кн.: Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море, 27 рейс НИС «Михаил Ломоносов». Киев, «Наукова думка», 1975.
5. Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом.— В сб.: Функционирование пелагических сообществ, М., «Наука», 1971, 123—141.
6. Сажина Л. И. Рост массовых копепоид Черного моря в лабораторных условиях.— Биология моря, 1973, 28, 41—51.
7. Самышев Э. З. Соотношение трофических групп веслоногих ракообразных в зоопланктоне Гвинейского залива.— Гидробиол. журн. 1973, 9, 4, 32—41.
8. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. Тр. Ин-та биологии внутренних вод, 1966, 12(15), 75—119.
9. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, «Наукова думка», 1972.
10. Хмелева Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina*.— Биология моря, 1968, 15, 71—98.
11. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов, Л., «Наука», 1968.
12. Чмыр В. Д. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона в естественной популяции.— ДАН СССР, 1967, 173, 1, 201—203.
13. Чмыр В. Д. Некоторые закономерности продукционного процесса в планктонных сообществах экваториальной Атлантики.— Биология моря, 1973, 28, 98—124.
14. Чмыр В. Д. Экспериментальные работы по определению трофической структуры и оценке продукции зоопланктона.— В кн.: Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. 27 рейс НИС «Михаил Ломоносов», Киев, «Наукова думка», 1975.
15. Шушкина Э. А., Монаков А. В. Применение радиоуглеродного метода для разделения планктонных животных по трофическим уровням.— ДАН СССР, 1969, 184, 4, 955—958.
16. Шушкина Э. А., Сорокин Ю. И. К методике определения продукции зоопланктона радиоуглеродным методом.— Океанология, 1969, 9, 4, 730—737.
17. Шушкина Э. А. Оценка интенсивности продуцирования тропического зоопланктона.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ. М., «Наука», 1971, 157—166.
18. Шушкина Э. А., Виленкин Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической части Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ. М., «Наука», 1971, 167—171.
19. Шушкина Э. А., Кисляков Ю. Я., Пастернак А. Ф. Совмещение радиоуглеродного метода с математическим моделированием для оценки продуктивности морского зоопланктона.— Океанология, 1974, 14, 2.
20. Conover R. J. Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine copepod.— Limnol. a. Oceanogr., 1959, 4, 3.
21. Conover R. J., Francis V. The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains.— Marine Biology, 1973, 18, 4, 272—283.
22. Metz H. Kohlenstoffinhalt, Aufnahme und Abgabe des Kohlenstoffes bei *Daphnia pulex*.— Arch. Hydrobiol., 1973, Supplement, 42, 2, 232—252.
23. Richman S. The transformation of energy by *Daphnia pulex*.— Ecol. Monogr., 1958, 28, 3, 273—291.
24. Slobodkin L. B. Energetics in *Daphnia pulex* populations.— Ecology, 1959, 40, 2, 232—243.
25. Wellershaus S., Göke L., Frank P. Size distribution of suspended particles in sea water, «Meteor» Forschungsgeb., 1973, D, 16, 1—16.

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

Поступила в редколлегию
10.III 1975 г.