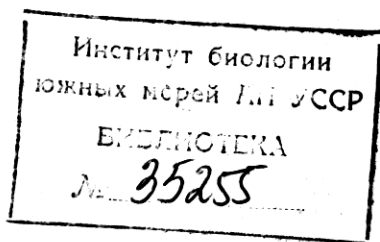


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

- Финенко З. З., Остапеня А. П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного полушария Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Fleming R. H. The composition of plankton and units for reporting population and production.— Proc. 6th Pacific. Sci. Congr. Vancouver, 1940. 3.
- Paffenhöfer G. A., Strickland J. D. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on Detritus.— Marine Biology, 1970, 5, 2.

ROLE OF DETRITUS AND HUMUS IN NUTRITION AND ENERGY BALANCE OF *UNDINULA DARWINI* SCOTT

T. S. Petipa, A. V. Monakov, A. P. Pavlyutin, Yu. I. Sorokin

Summary

The article deals with vertical distribution and ratio of detritus, humus and live organisms in the Pacific tropical waters. The role of fresh detritus and old humus in the *Undinula darwini* energy balance is studied. It is found that fresh detritus (14% of body weight) is of the same importance for copepod nutrition as live algae (18%), and at the expense of humus (1.7% of body weight) the copepods meet only 1/17 portion of their respirative requirements. But efficiency of humus assimilation is twice as high as that of detritus. With detritus intake the indigested food is represented mainly by hard excrements feces. The daily ration of copepods fed on mixed (plant and animal) food which meets completely their food requirements is 2.2 times as high as that of copepods consuming detritus only and 50 times as high as their humus ration.

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА И ПОДВИЖНОСТЬ В ОПЫТНЫХ УСЛОВИЯХ У НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ ТРОПИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА

Е. В. Павлова

Измерения величин дыхания у представителей планктона тропических вод до сих пор проводились главным образом для наиболее массовой группы — отряда Copepoda (Павлова, 1967; Шушкина, Виленкин, 1971). Первая из указанных работ выполнена с копеподами тропической части Атлантического океана, вторая — с копеподами тропической части Тихого океана, причем, как показали расчеты, практически результаты исследований скорости дыхания копепод тропической части Атлантического и Тихого океанов совпали. Что касается представителей систематических групп, обитающих в планктоне тропических районов Мирового океана, то сведений по величинам дыхания большинства из них в литературе крайне мало (Riley, Gorgy, 1948; Small, Hebard, 1967; Pearcy, Small, 1968; Шушкина, Кузьмичева, Остапенко, 1971; Грузов, 1972). Определение же энергетических расходов на дыхание у таких групп животных, как Amphipoda, Appendicularia, Siphonophora, Salpae, Sagitta и других, имеет важное значение для выявления их роли в круговороте энергии тропического планктонного сообщества в целом.

Измерения величин кислорода, поглощаемого в единицу времени разными представителями зоопланктона тропической части Тихого океана, проводились на борту нис «Витязь» во время юбилейного 50-го рейса. Основная часть работ проведена к северу от Новой Гвинеи.

Животные для опытов были собраны планктонными сетями океанической модели, оборудованными газом № 38 или № 23 и поднимавшимися на малой скорости с разных глубин от 500 м до поверхности. С большой осторожностью отцеженные сетью животные переносились из стакана сети в стеклянные 5—8-литровые сосуды с морской водой и переносились в судовую лабораторию. Затем животных по видам рассаживали в сосуды объемом 1—2 л с водой, профильтрованной через двойной газ № 67. По прошествии 0,5—1,0 ч животных переносили в опытные склянки, объемом 30—40 мл, заполненные такой же профильтрованной морской водой. Количество животных в одной склянке определялось размерами этого животного: копеподы, аппендикулярии, мелкие птероподы, мелкие полихеты помещались в опытный сосуд по 5—20 экз.; крупные сальпы, сагитты, сифонофоры, медузы и амфиподы — по 1—3 экз. Контролем служили те же сосуды с профильтрованной водой без животных. С каждым видом измерения проводились по возможности как в дневные, так и ночные часы, чтобы получить более или менее средние величины поглощаемого кислорода данным видом в течение суток. Температура при разборе животных и экспозиции опытных сосудов колебалась в пределах 27—30° С. Время опыта, как правило, не превышало 4—5 ч. Концентрация кислорода в склянках определялась методом Винклера при фиксации вместе с животными. При титровании применялся гипосульфит 0,005N¹.

После титрования животных из опытных сосудов просчитывали и измеряли их размеры под бинокляром. Вес животных выражался в энергетических единицах, определен методом мокрого сжигания в модификации А. П. Остапени (Остапеня, Шушкина, 1971). В дальнейших расчетах использовались полученные Э. А. Шушкиной зависимости энергетического эквивалента тела (вес, выраженный в калориях) от его длины для тех же видов животных, которые были использованы в опытах по определению величин поглощаемого кислорода. В общей сложности выполнено 518 измерений величин потребления кислорода с животными, относящимися к 5 типам, 9 классам. Наибольшее число исследованных видов относится к классу ракообразных, как наиболее многочисленного в тропическом планктоне (343 измерения) (табл. 2).

Поскольку при измерениях мы не смогли избежать фиксации кислорода в опытных сосудах в присутствии животных, предвари-

¹ Титрование с достаточной тщательностью проведено во всех опытах Р. П. Соколовой, за что автор выражает ей свою признательность.

Результаты опытов по адсорбции йода на теле при фиксации кис

Вид	Число повторностей	Количество животных в опыте	Размер, мм		
			минимальный	максимальный	средний
<i>Euchaeta wolffendeni</i>	10	5—20	1,67	2,85	2,10
<i>Candacia pachydactyla</i>	7	16—20	1,75	2,00	1,90
Pontellidae	9	4—5	2,85	4,85	3,65
<i>Sagitta</i> sp.	8	2—4	8,00	25,00	12,40
Pteropoda	7	8—13	1,80	2,75	2,46
<i>Salpa</i> sp.	7	1—3	8,00	10,00	8,50

тельно были проведены несколько серий измерений, выясняющих степень адсорбции осажденного йода на поверхность тела животных или в их кишечниках при заглатывании воды, на что в свое время, как на методическую погрешность, вносящую существенные ошибки, указывалось в работе Л. М. Сушени (1971).

Проверочные опыты проведены на трех видах копепоид разного размера, а также с животными, в большей или меньшей степени студнеобразными по консистенции и различными по форме тела (сагитты, птероподы, сальпы). В общей сложности проведено 96 измерений. Для каждого вида одновременно были поставлены два сосуда: один — фильтрованная вода с животными, другой — контроль (та же фильтрованная вода, но без животных). Фиксация кислорода в них проводилась одновременно, при полной аналогичности всех манипуляций. Последующий расчет содержания в сосудах кислорода проведен на единицу объема (1 мл воды в сосуде), поскольку объемы опытных сосудов не были одинаковыми. Все полученные данные обработаны статистически и сведены в табл. 1. Ошибки средних и коэффициенты вариации по всем видам, как видно из данных таблицы, невелики, что может быть подтверждением достоверности получения средних из представленных выборок и достаточной идентичности условий при проведении измерений.

Проверка на ЭВМ достоверности различий двух выборок (для каждого вида — серия измерений содержания кислорода в опытных сосудах с животными — одна выборка и параллельная серия измерений содержания кислорода в контрольных сосудах — другая выборка) с помощью критериев Фишера и Стьюдента показали следующее. Для всех пар выборок, кроме Pteropoda, достоверных различий в средних величинах не обнаружено. Отсюда следует, что представители отряда копепоид размером 1,67—4,85 мм, сагитты и сальпы адсорбируют на своем теле сравнительно малые количества йода, осажденного при фиксации кислорода. При проведении измерений величин дыхания с этими видами, или аналогичными им, такую величину адсорбции можно не принимать во внимание. Как

Таблица 1
лорода в присутствии животных (температура опытов 27—30° С)

O ₂ , мг на 1 л в опыте			O ₂ , мг на 1 л в контроле			$\frac{\Delta x}{x_2}, \%$
$\bar{x}_1$	S $_{x_1}$	V $_{x_1}, \%$	$\bar{x}_2$	S $_{x_2}$	V $_{x_2}, \%$	
0,00527	0,000344	20,6	0,00516	0,000328	20,1	0
0,00581	0,000358	16,3	0,00605	0,000240	10,5	—4,00
0,00573	0,000257	13,5	0,00597	0,000169	8,5	—4,00
0,00539	0,000493	25,8	0,00559	0,000507	25,6	—3,85
0,00345	0,000021	1,6	0,00358	0,000051	3,8	—3,63
0,00344	0,000399	30,6	0,00345	0,000403	30,9	0

показано в последней графе табл. 1, процент уменьшения количества кислорода на единицу объема в опыте при фиксации с животными по сравнению с контрольным во всех сериях опытов не превышает 4,0%. И только, видимо, при измерении дыхания у животных, подобных птероподам, эту четырехпроцентную разницу можно учитывать.

В связи с этим в наших последующих расчетах поправка на потерю йода в опытных сосудах, по сравнению с истинной, была внесена в данные, относящиеся к группе Pteropoda. Для всех же прочих тропических видов, в том числе и разных видов копепоид, можно считать, что потеря йода при фиксации кислорода за счет адсорбции на теле или внутренних органах большинства животных незначительна.

Результаты измерений дыхания

Основные данные по скорости дыхания исследованных видов тропического зоопланктона представлены на табл. 2. Сырой вес животных рассчитан по формулам Л. Н. Грузова (Грузов, Алексеева, 1971). Рисунки 1—6 дают представление о зависимости энергии, расходуемой за сутки морскими планктонными животными разного систематического положения, от веса тела, выраженного в калориях. Почти для каждой из этих групп вычислены формулы, отражающие зависимость энергетического обмена от веса (Шушкина, Павлова, 1973). В данной работе показана общая тенденция этой зависимости по крупным систематическим группам: типам, классам, подклассам, которая в логарифмическом выражении должна представлять прямую линию. Как видим, более или менее четкая зависимость скорости обмена от веса, выраженного в калориях, характерна для представителей подкласса Malacostraca и Entomostraca, классов Chaetognatha, Polychaeta и Pteropoda. Наибольший разброс наблюдается на аналогичных графиках для Coelenterata и Tunicata. Это может быть обусловлено, видимо, меньшим числом

Таблица 2

**Скорость дыхания основных представителей зоопланктона
тропической части Тихого океана (при $t = 27 - 30^{\circ}\text{C}$)**

Класс, отряд, вид	Число измерений	Длина тела или диаметр, мм	Вес 1 экз.		Дыхание	
			мг сырого веса	кал	мг O_2 экз/час	кал/экз сутки
Ctenophora	18	8,6	—	20,71	0,00501	0,4245
Hydrozoa	14	10,7	19,70	2,00	0,00235	0,1979
Medusae	12	6,9	—	3,41	0,00497	0,4560
Siphonophora						
Chaetopoda						
Polychaeta	11	6,9	—	24,28	0,00283	0,2382
Crustacea						
Ostracoda	23	1,89	—	0,32	0,00113	0,0950
Copepoda	224					
<i>Nauplii Copepoda</i>	3	0,018	—	—	0,000002	0,0002
<i>Eucalanus attenuatus</i>	31	3,85	1,36	0,56	0,00091	0,0736
<i>Undinula vulgaris</i>	11	2,80	0,68	0,84	0,00108	0,0912
<i>U. darwini</i>	10	2,07	0,38	0,43	0,00056	0,0475
<i>Euchaeta marina</i>	24	3,50	1,15	1,13	0,00208	0,1759
<i>Candacia pachydactyla</i> *	20	2,48	0,62	0,55	0,00134	0,1131
<i>Rhincalanus nasutus</i>	10	4,03	1,23	0,88	0,00060	0,0507
<i>R. cornutus</i>	10	3,48	0,78	0,65	0,00043	0,0360
<i>Scolecithrix danae</i>	10	2,10	0,70	0,79	0,00109	0,0915
<i>Euchirella</i> sp.	21	3,30	1,64	2,71	0,00200	0,1710
<i>Temora spinifera</i>	12	1,66	0,20	0,16	0,00037	0,0311
<i>Undeuchaeta plumosa</i> *	9	3,60	2,23	1,36	0,00170	0,1320
<i>Pleuromamma abdomi-</i>						
<i>nalis</i>	13	4,60	2,80	2,36	0,00266	0,2240
Pontellidae	14	2,98	1,22	1,12	0,00250	0,2105
Corycaeiidae	10	1,63	0,13	0,16	0,00020	0,0214
<i>Oncaea venusta</i>	12	1,38	0,07	0,13	0,00015	0,0123
<i>Copilia quadrata</i> +						
<i>C. mirabilis</i> *	4	3,50	—	0,10	0,00017	0,0143
Mysidae	9	7,30	2,43	3,95	0,00990	0,8346
Euphausiidae	34	8,70	4,12	4,63	0,01108	0,9337
Hyperiididae	22	5,50	10,77	1,90	0,00574	0,4795
Decapoda	29					
<i>Lucifer</i> sp.	13	8,00	—	1,38	0,00162	0,1288
<i>Larvae</i> Decapoda	16	8,30	—	10,37	0,02350	1,9810
Gastropoda						
Pteropoda	49	3,24	—	8,99	0,00253	0,2130
Chaetognatha						
<i>Sagitta</i> sp.	27	10,70	1,85	0,67	0,00317	0,2670
Appendicularia	30	7,88	—	0,55	0,00290	0,2470
Salpae	13	11,70	9,36	5,72	0,01240	1,0442

* Определение до вида проведено Е. П. Делало.

измерений именно для этих групп животных, по сравнению с прочими представителями тропического зоопланктона. С другой стороны, и среди прочих групп при выявлении той же зависимости можно отметить значительный разброс точек при, казалось бы, достаточном числе измерений. Например, на рис. 4 точки для семейства Hyperiididae или класса Pteropoda отстоят широко друг от друга, хотя и для той и для другой группы измерения относятся преимущественно к одному виду. Большой разброс точек у предста-

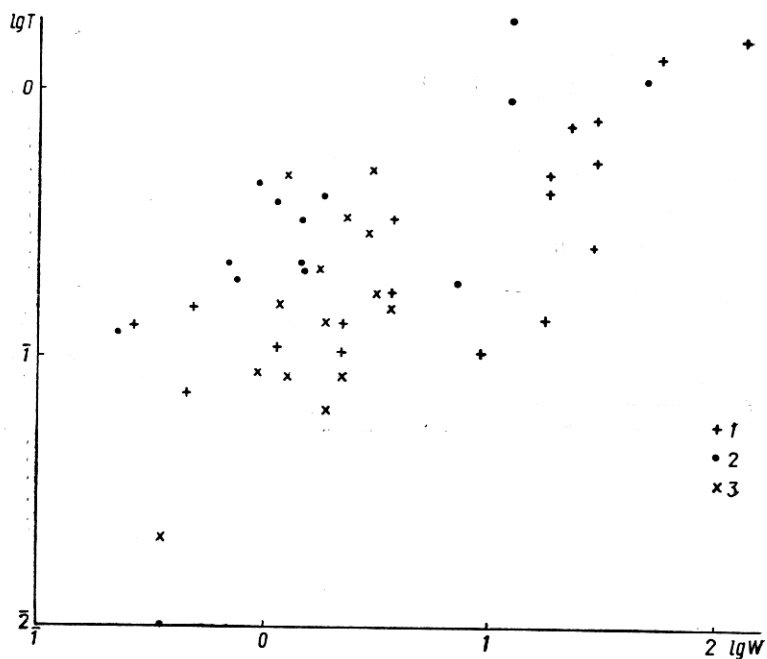


Рис. 1. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от веса тела (W , кал):

1 — Ctenophora; 2 — Medusae; 3 — Siphonophora.

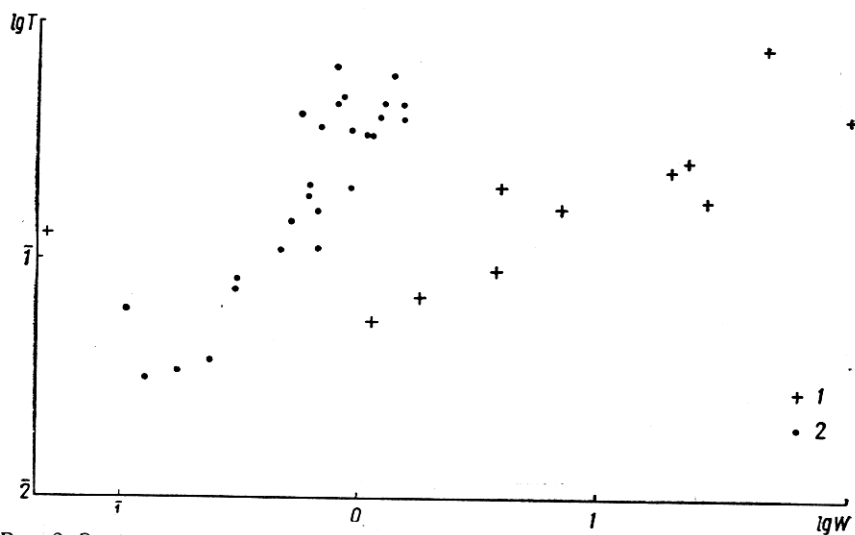


Рис. 2. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от веса тела (W , кал):

1 — Polychaeta; 2 — Sagitta sp.

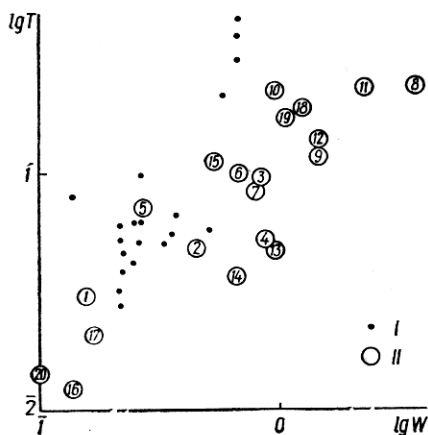


Рис. 3. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от веса тела (W , кал): Ostracoda (I), Copepoda (II)

(цифры внутри кружка — вид животного): 1 — *Temora spinifera*; 2 — *Undinula darwini*; 3 — *U. vulgaris*; 4 — *Eucalanus attenuatus*, глубоководный; 5 — *E. attenuatus*, разм. 2,62 мм; 6 — *E. attenuatus*, разм. 3,84 мм; 7 — *Scolecithrix danae*; 8 — *Euchirella* sp., разм. 3,8 мм; 9 — *E. sp.*, разм. 2,9 мм; 10 — Pontellidae; 11 — *Pleuromamma abdominalis*; 12 — *Undeuchaeta plumosa*; 13 — *Rhincalanus nasutus*; 14 — *Rh. cornutus*; 15 — *Candacia pachydactyla*; 16 — *Oncaea venusta*; 17 — Corycaeidae; 18 — *Euchaeta marina*, самки с яйцами; 19 — *E. marina*; 20 — *Copilia* sp.

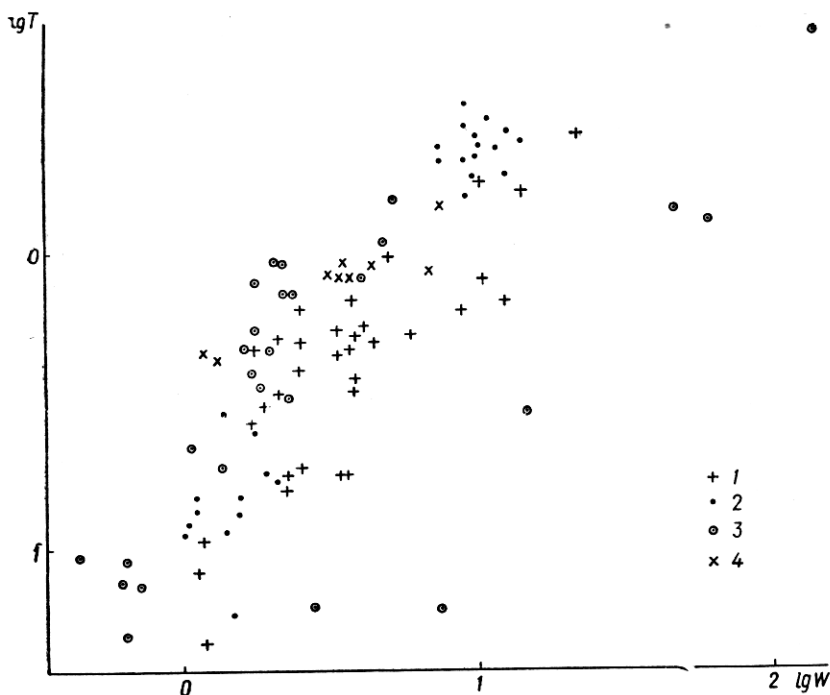
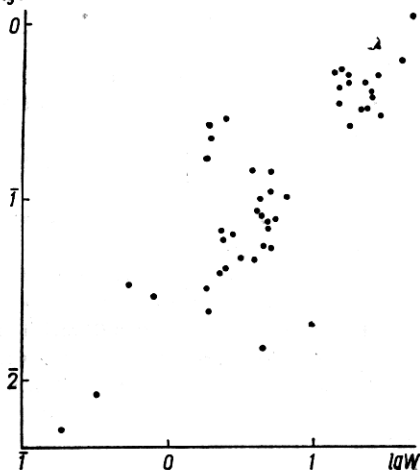


Рис. 4. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от веса тела (W , кал): 1 — Euphausiidae, 2 — Decapoda, 3 — Hyperiidae, 4 — Mysidae.

вителей отряда Ostracoda и очень широко расположены они для разных видов отряда Scapoda, особенно если учесть, что каждая из них — среднее из 10—15 определений по данному виду (рис. 3). Если принять во внимание, что измерения по всем группам проводились одновременно и при абсолютно одинаковых условиях (температура, освещение, манипуляции при пересадках животных, титрование и измерение размеров тела животных, проведенные одним лицом), то причину различий в скорости потребления кислорода следует искать в по-

Рис. 5. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от веса тела (W , кал) у тихоокеанских Pteropoda.



ведении самих животных. Связь интенсивности энергетического обмена планктонных животных из Средиземного моря с их подвижностью в опыте уже отмечалась ранее (Павлова, 1972). Поэтому

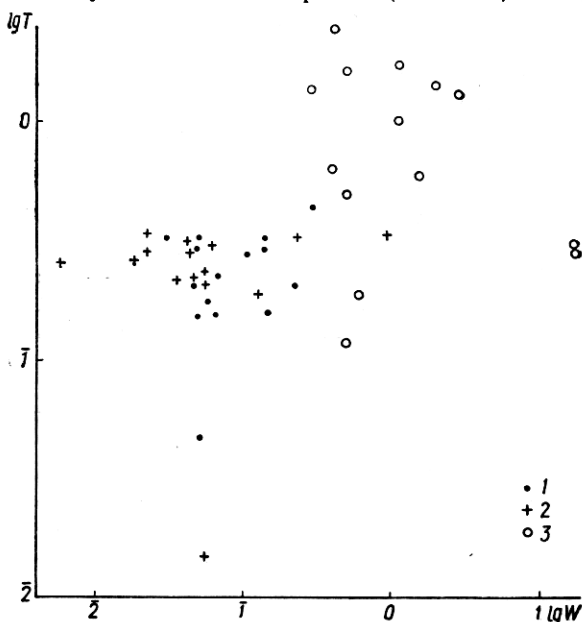


Рис. 6. Зависимость энергетического обмена (T , кал/сутки) от сухого веса тела (W) у тихоокеанских Tunicata: 1 — *Oikopleura* sp. («розовая»); 2 — *Oikopleura* sp. («белая»); 3 — *Salpa* sp.

одновременно с проведением измерений величин дыхания для некоторых видов тропических животных были проведены визуальные наблюдения за степенью их подвижности в опытных сосудах.

Подвижность и интенсивность дыхания

Как было замечено при измерении интенсивности дыхания у средиземноморских планктонных животных, подвижность в опытных сосудах у представителей разных видов (но одного отряда) может быть весьма различной, что неизбежно влияет на величину интенсивности обмена.

Наблюдения за подвижностью животных тихоокеанского тропического планктона проводились 2—3 раза за время экспозиции опытных сосудов при определении величины потребляемого кислорода. Оценка подвижности проводилась визуально: животные данного вида все время наблюдения находились в движении — оценка 5 баллов; примерно $\frac{2}{3}$ времени наблюдения в движении, а остальное время либо неподвижно «висели» в толще воды, либо в неподвижном состоянии находились у стенок или дна опытного сосуда — 4 балла. Если примерно половину времени животные находились в состоянии покоя, половину — в движении — оценка 3 балла. Преобладание состояния покоя (парение или неподвижность) над движением — 2 балла и почти полная неподвижность во время наблюдений — 1 балл. Следует заметить, что состояние полной неподвижности в опыте не было предсмертным, поскольку даже на слабое покачивание сосуда животное отвечало активной попыткой к движению. Как только покачивание прекращалось, животные снова впадали в неподвижное состояние.

Вполне естественно, что поведение, в частности форма и скорость движения животных, относящихся к разным видам, а тем более разным классам или типам, были весьма различны. Поэтому визуальные оценки подвижности не могут быть безоговорочно сопоставимы при сравнении животных, относящихся даже к близким в систематическом отношении группам. Относительно сравнима степень подвижности у разных видов одного отряда (например, *Copepoda*) или одного семейства (например, *Eupetidae* или *Mysidae*), да и то в том случае, когда особи не сильно разнятся по размерам и, следовательно, весу тела.

Сопоставление интенсивности энергетического обмена исследованных животных и степени их подвижности во время эксперимента было проведено у животных примерно одинаковых размеров. На рисунках 7—10 для различных групп животных из тихоокеанского тропического планктона показана связь интенсивности их обмена с подвижностью в опыте. Общая тенденция — увеличение интенсивности обмена с повышением степени подвижности — несомненна для всех рассмотренных групп животных от медуз до сальп.

Представители кишечнополостных — медузы с диаметром купола 4,5—6,5 мм — в опытах обладали подвижностью, определенной в пределах 2—4 баллов; интенсивность обмена при повышении подвиж-

ности в этих пределах увеличивалась в среднем от 0,14 до 0,35 кал на единицу веса, т. е. в 2,5 раза. Мелкие сифонофоры с длиной тела 9,0—15,0 мм при усилении подвижности в опытных сосудах от 1 до 4 баллов увеличивали интенсивность обмена в 8,6 раза (0,03—0,26 кал) (рис. 7).

На рис. 8 показано изменение величины интенсивности обмена тихоокеанских копепод (13 видов) при разной подвижности их в опытных сосудах. Каждая точка — среднее из 10—15 измерений величины дыхания для одного вида. Несмотря на некоторые различия

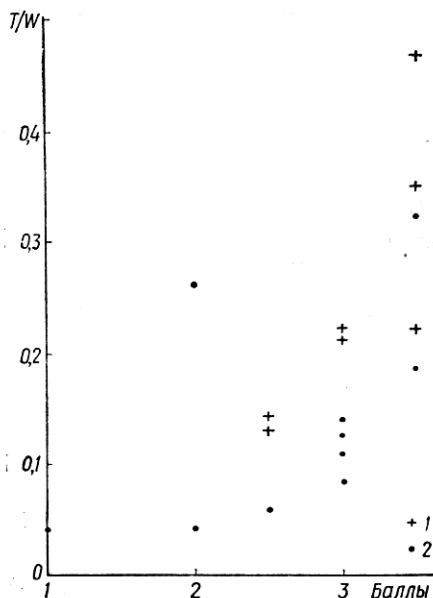


Рис. 7. Изменение интенсивности энергетического обмена ($\frac{T}{W}$, в кал/сутки), в связи с разной подвижностью животных в опыте (баллы):

1 — *Medusae*, 2 — *Siphonophora*.

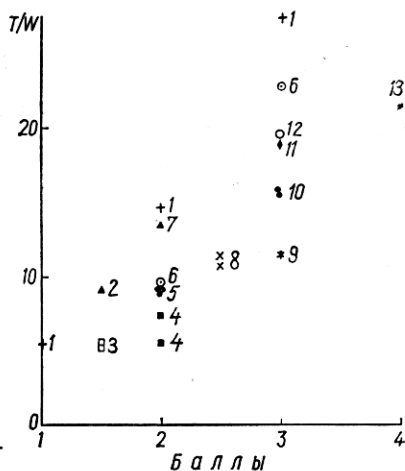


Рис. 8. Изменение интенсивности обмена ($\frac{T}{W}$) в связи с разной подвижностью в опыте у тихоокеанских Copepoda:

1 — *Eucalanus*, 2 — *Oncaea*, 3 — *Rhincalanus*, 4 — *Euchirella*, 5 — *Undeuchaeta*, 6 — *Pleuromamma*, 7 — *Corycaeiidae*, 8 — *Undinula*, 9 — *Scolecithrix*, 10 — *Euchaeta*, 11 — *Temora*, 12 — *Canadacia*, 13 — *Pontellidae*.

в размерах тела, очевидно, что наименее подвижные в опытах роды (*Eucalanus*, *Oncaea*, *Corycaeiidae*) имеют в среднем самые низкие величины интенсивности обмена. Причем при небольшой разнице в размерах тела (5,0 и 3,84 мм), но существенном различии содержания калорий в теле, *Eucalanus attenuatus*, выловленный из разных слоев моря и относящийся, видимо, к разным популяциям, в опытах имел различную подвижность (2 и 3 балла), что почти в 2 раза увеличило интенсивность его энергетического обмена (рис. 8):

Представители отряда Ostracoda, как показали наблюдения за их поведением, часть времени лежали на дне опытного сосуда

неподвижно. Периодически рачки поднимались в толщу воды и совершали несколько вращательных движений по свободному пространству в сосуде и снова «падали» на дно. Число таких вращений за время наблюдения и послужило критерием оценки подвижности у этих животных. Остракоды, длина раковины которых составляла 1,52—1,75 мм, при изменении подвижности от 1 до 3 баллов увеличивали интенсивность обмена вдвое; более крупные экземпляры (2,0—3,25 мм) — от 1 до 4 баллов подвижности повышали интенсивность

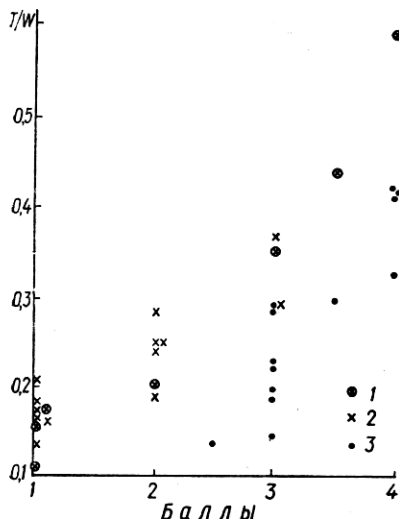


Рис. 9. Изменение интенсивности обмена $\left(\frac{T}{W}\right)$ в связи с разной подвижностью в опыте:

1 — *Ostracoda*, разм. 2—3,25 мм, 2 — *Ostracoda* разм. 1,52—1,75 мм, 3 — *Anchylomera blossomelyi*.

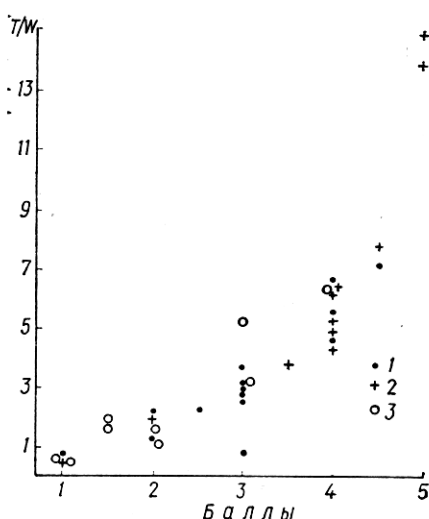


Рис. 10. Изменение интенсивности обмена $\left(\frac{T}{W}\right)$ в связи с разной подвижностью в опыте:

1 — *Oikopleura* sp. («розовая»), 2 — *Oikopleura* sp. («белая»), 3 — *Salpa* sp.

обмена более чем в 4 раза (рис. 9). Особи *Anchylomera blossomelyi* (Hyperiididae) среднего размера (3—5 мм) при повышении подвижности в два раза (от 2 до 4 баллов) втрое увеличивали интенсивность обмена (рис. 9).

Наконец, для представителей типа Tunicata — сальп и аппендикулярий — отмечена та же тенденция: повышение подвижности в сосудах одинакового объема приводит к увеличению интенсивности обмена. К сожалению, измерений величин энергетического эквивалента веса тела у этих двух групп животных проведено относительно мало, что не позволило вывести формулу зависимости этой величины от размеров тела. Поэтому для сальп и аппендикулярий пришлось воспользоваться имеющейся зависимостью сухого веса от длины тела, полученной нами для средиземноморских животных (для

сальп — $W = 0,0052 l^{1,975}$, для аппендикулярий $W = 0,000297^{2,683}$, где l — длина тела с хвостом (Павлова, в печати) и на основании размеров тела представителей этих двух групп из тихоокеанского планктона рассчитать их сухой вес. Интенсивность обмена также отнесена к единице сухого веса.

У аппендикулярий были определены величины интенсивности обмена для двух различных видов рода *Oikopleura*, которых до вида определить не удалось. Эти два вида были выловлены из разных слоев в море и четко различались по окраске тела, пришлось их так и называть: *Oikopleura* sp. «розовая» и *Oikopleura* sp. «белая». Для первого вида зависимость интенсивности обмена от подвижности приведена для особей размером тела с хвостом 6,4—10,0 мм. Повышение подвижности этого вида от 1 до 4—5 баллов увеличивало интенсивность их обмена в 7 раз (0,76 — 5,6 кал в сутки на 1 мг сухого веса). Особи *Oikopleura* sp. «белая», длиной 5,0—9,5 мм, с повышением подвижности в опытных сосудах от 1 до 5 баллов увеличивали интенсивность дыхания в 73 раза! (рис. 10). Как видно из того же рисунка, мелкие виды сальп, длиной тела 6,0—11,0 мм при повышении подвижности в 4 раза увеличивали интенсивность обмена в 23 раза. Такие цифры несколько обескураживают, но поскольку они получены не при единичных измерениях, мы решили привести их, тем более, что все имеющиеся данные по дыханию представителей этого рода аппендикулярий подтверждают необычно высокую интенсивность их дыхания. Несомненно, что туникиаты — мало исследованная группа планктонных животных как в отношении физиологии, так и в отношении поведения, и что изучением данной группы следует заняться более тщательно.

Обсуждение

Степень активности планктонных животных в искусственно создаваемых условиях должна быть связана с их поведением в естественной среде. Если в море данный вид животных совершает значительные перемещения в течение суток, то и в лабораторных условиях различия в активности, а значит и в величине интенсивности дыхания должны иметь место. Изменение подвижности и интенсивности дыхания в разные часы суток для различных групп тихоокеанских планктонных животных — это предмет отдельного обсуждения. Здесь хотелось бы отметить, что резкое возрастание интенсивности обмена в связи со степенью подвижности в опытных сосудах, обнаруженное у Appendicularia и Salpae (рис. 10), в некоторых случаях, видимо, связано с суточным ритмом. Так, особи *Oikopleura* sp. «белая», длиной 5,0—9,5 мм, как показали расчеты, в среднем несколько увеличивали интенсивность обмена ночью, по сравнению с утренними или дневными часами (табл. 3). Это тем не менее несколько не умаляет прямого влияния степени подвижности на интенсивность обмена, поскольку, как видно из той же таблицы, и в дневные и в ночные часы пределы изменений величин

интенсивности обмена у этого вида при повышении подвижности от 1 до 5 баллов все-таки очень велики.

Опыты с *Oikopleura* sp. «розовая» были поставлены только в дневное время, следовательно, отмеченные колебания в величинах интенсивности обмена у этого вида с суточными изменениями поведения в данном случае не связаны. С сальпами, размером 6,0—11,0 мм, было проведено 9 измерений как в дневное, так и в ночное время. Как видно из данных табл. 3, существенной разницы в интен-

Таблица 3
Изменение интенсивности дыхания у представителей
тихоокеанских *Tunicata* в течение суток

Вид	Размер тела, мм	Интенсивность дыхания, <i>кал</i> на 1 <i>мг</i> сухого веса за час	
		День	Ночь
<i>Oikopleura</i> sp («белая»)	5,0—7,0	0,008	0,216
		0,250	0,080
		0,157	0,268
		0,183	0,652
		0,634	0,541
		0,200	
Среднее		0,239	0,351
<i>Salpa</i> sp.	6,0—11,0	0,065	0,132
		0,080	0,267
		0,215	0,070
		0,010	0,042
			0,014
Среднее		0,092	0,105

сивности обмена днем и ночью у сальп не отмечено. Видимо, и для сальп подвижность во время наших опытов является основным фактором, влияющим на интенсивность их энергетического обмена.

В корабельных условиях удалось провести визуальные наблюдения за поведением и подвижностью некоторых планктонных видов в сосудах, во много раз превышающих по объему опытный сосуд, в котором измерялась величина дыхания. Это, как правило, были большие ванны, вмещающие не менее 20—25 л морской воды, куда и переносили поднятые с разных глубин сетные пробы зоопланктона. Во многих случаях степень подвижности и форма движения наблюдаемых видов резко отличались от таковых в опытных сосудах.

Двигающиеся достаточно равномерно, мелкими скачками копеподы средних размеров, такие, как *Undinula*, *Scolecithrix*, *Temora*, и в опытных сосудах при измерении дыхания, и в 20-литровых ваннах имели примерно одинаковую подвижность; форма их движения существенно не изменялась. Парящие и совершающие небольшие скачки в опытных условиях представители таких родов, как

Euchaeta, *Pleuromamma*, *Euchirella*, в больших сосудах, как правило, значительно увеличивали амплитуду скачков и скорость при поступательном движении. Малоподвижные в небольших объемах копеподы *Eucalanus*, *Rhincalanus*, *Corycaeidae* — в больших объемах совершали быстрые скачки, длиной около 0,5 м, иногда по

Таблица 4

Энергетические траты на обмен (в калориях на 1 экз. за сутки)
у представителей тропического планктона

Класс, отряд, вид животного	Пределы изменений		Средняя величина трат на обмен	Изменение подвижности в условиях опыта (баллы)
	мин.	макс.		
Ctenophora	0,0089	0,3609	0,0205	—
Medusae	0,0275	0,4750	0,1337	1—4
Siphonophora	0,0402	0,3224	0,0985	1—4
Polychaeta	0,0062	0,2904	0,0981	2—3
Crustacea				
Ostracoda	0,1110	0,6590	0,2849	1—4
Copepoda				
<i>Eucalanus attenuatus</i>	0,0297	0,1368	0,0578	1—3
<i>Undinula darwini</i>	0,0731	0,1633	0,1116	2—3
<i>U. vulgaris</i>	0,0810	0,1306	0,1092	2—3
<i>Euchaeta marina</i>	0,0887	0,4067	0,1556	3
<i>Candacia pachydactyla</i>	0,1373	0,3477	0,2059	3
<i>Rhincalanus nasutus</i>	0,0285	0,0783	0,0578	1—2
<i>Rh. cornutus</i>	0,0295	0,0906	0,0551	1—2
<i>Scolecithrix danae</i>	0,0518	0,1668	0,1154	3
<i>Euchirella</i> sp.	0,0276	0,1858	0,0688	1—2
<i>Temora spinifera</i>	0,0806	0,2494	0,1911	2—3
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	0,0558	0,1621	0,0972	1—2
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	0,0602	0,1371	0,1023	2
Pontellidae	0,1205	0,2525	0,2163	4
Corycaeidae	0,0323	0,2288	0,1372	1—2
<i>Oncaea venusta</i>	0,0522	0,1325	0,0923	1—2
<i>Copilia</i> sp.	0,0685	0,5200	0,1414	—
Mysidae	0,1171	0,3139	0,2112	1—2
Euphausiidae	0,0674	0,4680	0,2200	—
Hyperiididae	0,0830	0,4284	0,2157	1—4
Larvae Decapoda	0,1281	0,3054	0,1910	2—3
<i>Lucifer</i> sp.	0,0149	0,1860	0,0930	—
Pteropoda	0,0220	0,1820	0,0351	—
Chaetognatha	0,1648	0,8456	0,3986	—
Salpae	0,0233	0,5520	0,1827	1—4

несколько скачков один за другим, меняя направление движения, а затем неподвижно парили в толще воды. Сальпы, сагитты, амфиподы и эуфаузиды также очень быстро передвигались в больших ваннах, часто с такой скоростью, что трудно было уследить глазами за животным. Значит, объем воды, в котором находятся животные в лабораторных условиях, имеет существенное значение при оценке поведения и подвижности планктонных животных.

Поэтому нам кажется необходимым при измерении величин дыхания или его интенсивности у морских планктонных животных

учитывать поведение данного вида в естественной обстановке и иметь представление о степени изменения поведения с уменьшением объема сосуда, куда помещается животное. Это особенно необходимо, когда на основании полученных величин по интенсивности дыхания рассчитываются в дальнейшем траты на энергетический обмен у данного вида и эти расчеты переносятся на природные условия. Особое внимание в связи с этим следует обратить также на изучение действия накопленных продуктов жизнедеятельности животных, находящихся в опытных сосудах, на процессы их дыхания, на что в свое время указывал Ф. Цейсс (Zeiss, 1963).

Как видно из данных табл. 4, где представлены рассчитанные траты на обмен у тропических представителей планктона на основании изложенных данных по поглощению кислорода в условиях ограниченных объемов, их величины колеблются в значительных пределах и мы склонны связать это с разной степенью их подвижности. Видимо, эти величины отражают пределы колебаний энергетических расходов у планктонных тропических животных в лабораторных условиях в сосудах объемом 30—40 мл, при различной степени подвижности, на которую способен в данном объеме каждый из видов. В тех случаях, когда конечной целью проводимых измерений величин дыхания у морских животных является оценка истинных энергетических трат у видов, групп или планктонных сообществ в природе, этологические исследования должны предшествовать эколого-физиологическим.

ЛИТЕРАТУРА

- Грузов Л. Н. Интенсивность дыхания массовых форм зоопланктона Мексиканского залива и ее зависимость от скорости падения мертвых организмов.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. «Наукова думка», К., 1972.
- Грузов Л. Н., Алексеева Л. Г. О зависимости между весом и длиной тела у основных групп зоопланктона экваториальной Атлантики.— В кн.: Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Калининград, 1971.
- Остапеня А. П., Шущкина Э. А. Калорийность сетного планктона и энергетические эквиваленты тела некоторых тропических планктонных ракообразных.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Павлова Е. В. Влияние подвижности на интенсивность дыхания у морских планктонных беспозвоночных.— В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Материалы I Всесоюз. симпозиум, Борок, 1972.
- Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967.
- Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. «Наукова думка», К., 1972.
- Шущкина Э. А., Виленин Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической части Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Шущкина Э. А., Кузьмичева В. И., Остапенко Л. А. Энергетический эквивалент массы тела, дыхание и калорийность мизид Японского моря. — Океанология, 11, 6, 1971.

- Шушкина Э. А., Павлова Е. В. Скорость обмена и продуцирования зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 1973.
- Pearcy W., Small L. Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans.— J. Fish. res. board of Canada, 25, 7, 1968.
- Riley G. A., Gorgy S. Quantitative studies of summer plankton populations of the western North Atlantic.— J. Mar. res., 7, 2, 1948.
- Small L., Hebard J. Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen.— Limnology and Oceanography, 12, 2, 1967.
- Zeiss F. R. Effects of population densities on zooplankton respiration rates.— Limnol. a. Oceanogr., 8, 1, 1963.

OXYGEN CONSUMPTION AND MOBILITY IN SOME TROPICAL PLANKTONIC ANIMALS UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

E. V. Pavlova

Summary

The values of respiration were determined in planktonic animals belonging to 9 groups: Ctenophora, Medusae, Hydrozoa, Chaetopoda, Crustacea, Gastropoda, Chaetognatha, Appendicularia and Salpae from the Pacific tropical part by the method of closed vessels (30—40ml capacity). The dependences of the respiration rate values on the body weight expressed in calories are presented for representatives of these groups. Animal mobility was visually evaluated in the experimental vessels. The highest value for energy metabolism was typical of more active animals in comparison with those less movable. An opinion is advanced that physiological investigations of planktonic animals must be preceded by ethological observations.

ТЕМП РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СОРЕРОДА ЧЕРНОГО И СРЕДИЗЕМНОГО МОРЕЙ

Л. И. Сажина

Длительное содержание массовых пелагических Сорепада Черного моря в лабораторных условиях, проводимое в Институте биологии южных морей АН УССР, позволило установить особенности размножения, темп роста и жизненные циклы десяти основных видов (Сажина, 1969, 1971). Впоследствии эти работы были перенесены на массовые виды Средиземного моря. Кроме того, создание стационарной автоматической терморегулирующей установки позволило установить влияние температурного фактора на репродукционные возможности некоторых веслоногих ракообразных.

Материал был получен в период наблюдений в институте и во время 25-го рейса нис «Михаил Ломоносов» в июле—октябре 1970 г. и 70-го рейса нис «Академик А. Ковалевский» в мае—июле 1972 г. Орудиями лова служили сети Джеди и БР из газа № 49 и 23 и гипонейстонный трал типа МНТ. Собранный и помещенный в сосуды со свежей морской водой, планктон служил для отбора подопытных организмов. В экспедиционных условиях рачков содержали в