

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

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



29
—
1988

3. Гомою М. Т., Куприянов А. А. Оценка численности и распределения медуз *Aurelia aurita* в восточной части Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. — М.: Наука, 1980. — С. 191—198.
4. Джорджедеску П., Паунеску Е. Биохимические методы диагноза и исследование. — Бухарест, 1963. — 499 с.
5. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / Под ред. А. В. Топачевского. — Киев: Наук. думка, 1975. — 246 с.
6. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников: Пищевая потребность и суточные рационы *A. aurita* (L.) // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1964. — С. 124—130.
7. Миронов Г. Н. Биомасса и распределение медуз *A. aurita* (L.) по данным траловых ловов 1949—1969 гг. в Черном море // Биология моря. — Киев, 1971. — Вып. 24. — С. 49—69.
8. Михайлов Б. Н. О питании черноморской медузы *Aurelia aurita* // Зоол. журн. — 1962. — 41, вып. 2. — С. 286.
9. Руководство по методам химического анализа морских вод / Под ред. С. Г. Орадовского. — Л.: Гидрометеониздат, 1977. — 208 с.
10. Рындина Д. Д., Князева Л. И., Мигаль Л. В., Охрименко В. Д. Химический состав массовой черноморской медузы *Aurelia aurita* (L.) // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию города-героя Севастополя. — Севастополь, 1983. — 174 с.
11. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. — М.: Пищевая пром-сть, 1972. — 367 с.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 17.02.87

D. D. RYNDINA, G. G. POLIKARPOV
**CHEMICAL COMPOSITION OF MASS BLACK-SEA MEDUSA
AURELIA AURITA (L.) DURING INTENSIVE GROWTH**

Summary

Results from determinations of Na, K, Mg, Ca, Cu, Zn, Mn, Fe, P, S, Cl+Br at the medusoid stage of different weight categories: 6.6-551.0 (disc diameter of 3-19 cm). It is found that the ratio of basic ions in the medusa bodies and in sea-water is different and typical of each age group. Lipid fractions of *A. aurita* participate in the active transport of Zn, Mn, Fe from the environment into the animal tissues (values of accumulation coefficients can reach $7 \cdot 10^4$ - $1.2 \cdot 10^6$ units).

УДК 593.7:591.13

Б. Е. АННИНСКИЙ

**ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ НА РАЦИОН МЕДУЗЫ
AURELIA AURITA (L.)
ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ**

Одним из центральных в трофологии является вопрос о связи между рационом животных и обеспеченностью их пищей, определяемой обычно через концентрацию жертв, других пищевых частиц и субстанций. Решение этого вопроса в значительной степени облегчает понимание широкого круга гидробиологических проблем: хватает ли пищи хищнику; какой будет динамика численности жертв; каковы пороговые концентрации питания; существуют ли так называемые нулевые концентрации жертв, являющиеся их «убежищем» от выедания [11].

Эти проблемы приобретают все большую актуальность в приложении к медузам и гребневикам, увеличение биомассы которых в последние годы свидетельствует об усилении их воздействия на планктонные сообщества в целом [5, 7, 8]. В Черном море биомасса обычной сцифоидной медузы *A. aurita* также заметно возросла и составляет сейчас, по различным оценкам, 200—450 млн т [5].

Черноморская *A. aurita* отличается от большинства видов Scyphozoa относительно большей долей в рационе растительной пищи и детри-

Таблица 1. Параметры параболических уравнений связи рациона медуз *A. aurita* (°C, К,

Дата	Температура, °C	K, мг·л ⁻¹	$C = pW_m$	
			$p \pm a$ (мг·г ⁻¹ ·ч ⁻¹): $m \pm a$	
28. II. 1983	7,8	13,6470	2,5524±1,3367	0,870±0,134
16. III. 1983	6,6	1,6340	0,1386±0,0193	0,875±0,046
22. III. 1983	7,8	4,6570	0,5616±0,3040	0,844±0,138
23. III. 1983	8,1	0,8669	0,1026±0,0008	0,824±0,003
24. III. 1983	9,6	0,3850	0,0516±0,0032	0,906±0,027
2. XII. 1983	9,2	0,2136	0,0174±0,0052	0,876±0,201
1. III. 1984	7,4	2,5750	0,1194±0,0166	0,890±0,054
18. IV. 1983	11,6	38,6110	14,4120±1,0806	0,825±0,058
22. IV. 1983	12,2	2,7710	0,4296±0,0647	0,893±0,050
22. IV. 1983	12,2	15,4750	6,0516±0,4337	0,913±0,036
27. IV. 1983	13,6	93,0820	20,8560±1,6169	0,928±0,032
6. VI. 1983	13,7	2,2799	0,3684±0,1342	0,868±0,138
1. VII. 1983	10,2	0,4060	0,0380±0,0109	0,926±0,091
18. VII. 1983	18,3	0,2031	0,0432±0,0092	0,829±0,265
16. VIII. 1983	21,4	3,7317	1,0776±0,1127	0,973±0,047
16. VIII. 1983	21,4	24,9960	5,1300±0,9047	0,888±0,074
17. VII. 1983	21,4	1,5816	0,8544±0,0589	0,778±0,110
15. IX. 1983	21,4	1,2704	0,3426±0,0278	0,906±0,053
29. IX. 1983	20,4	0,8923	0,1398±0,0227	0,957±0,133
28. IX. 1983	21,4	0,9983	0,3510±0,0682	1,118±0,222

* При $m=0,889$.

** Для усредненных температур класса, используя $Q_{10}=3,3$.

та, что послужило основанием для некоторых исследователей охарактеризовать ее способ питания как фильтрацию [10]. Состав пищи медузы изучен довольно подробно и представлен различной органической взвесью, типичной для мест обитания. Возможны, хотя и редки, случаи каннибализма, а также питания за счет растворенного органического вещества (РОВ), но количественные данные для *A. aurita* в последнем случае отсутствуют. Однако отрывочные сведения, касающиеся отдельных динамических аспектов потребления пищи этим [3, 10] и другими видами медуз [8], а также близких к ним гребневиков [7], очевидно, недостаточны для формирования строгих представлений о количественных закономерностях питания указанных групп организмов в естественных условиях.

Проблемность количественных вопросов питания медуз и гребневиков может быть обусловлена некоторыми трудностями теории питания в целом. В частности, уравнения Ивлева и Михаэлиса-Ментен, обычно используемые для связи рационов с концентрацией пищи, в ряде случаев менее пригодны для этой цели, чем более простая прямолинейная (rectilinear) модель [12].

Мы приводим статистический анализ новых данных, характеризующих количественные связи между рационом, концентрацией пищи и размерами тела черноморской медузы *A. aurita* при различной температуре среды.

Материал и методика. Медуз и зоопланктон, необходимых для опыта, отлавливали в пределах акватории бухт Севастополя (10 миль). С учетом исключительной ранимости *A. aurita* были приняты меры к предотвращению прямых контактов подопытных животных с орудиями лова. До начала экспериментов медуз содержали в аквариумах объемом 20—40 л, температура воды в которых существенно не отличалась от природной в районе лова. Плотность содержания животных до опыта составляла ориентировочно 1 особь массой 10 г на 2—3 л воды. Эксперименты проводили не позднее чем через сутки после вылова.

Для опытов отбирали особей внешне более активных, не имеющих на теле видимых повреждений. В пищевом поведении также не было замечено отклонений: пульсация зонтика была энергичной, щупальца рас-

($C = pW^m$) с массой тела (W , г) при различной температуре и концентрации пищи
 $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$)

Сырая масса медуз, (г)		n	r	R^* , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	R^{**} , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
max	min				
81,00	3,40	6	0,936	2,4012	2,4012
124,00	3,50	8	0,992	0,1326	0,1530
73,00	3,40	8	0,928	0,4854	0,4854
46,00	0,15	7	0,999	0,0828	0,0799
28,90	0,10	13	0,995	0,0546	0,0440
100,19	1,01	9	0,956	0,0168	0,0142
37,66	0,07	10	0,985	0,1200	0,1259
19,20	0,40	8	0,986	11,7102	12,5798
73,70	0,45	5	0,995	0,4356	0,4356
24,40	0,10	13	0,992	6,5334	6,5334
37,00	0,10	10	0,995	23,6232	19,9870
35,35	0,42	6	0,953	0,3420	0,2859
111,87	0,56	8	0,972	0,0426	0,0541
14,80	2,00	4	0,911	0,0356	0,0515
40,74	0,30	9	0,998	1,4142	1,4142
55,59	0,03	12	0,967	5,1072	5,1072
13,23	0,73	10	0,929	0,5976	0,5976
36,31	0,64	10	0,987	0,3624	0,3624
14,45	0,49	8	0,947	0,1740	0,1961
4,07	0,96	7	0,919	0,7326	0,7326

правлены в поисках пищи. Зоопланктон, предлагаемый медузам в качестве корма, предварительно отстаивали в течение нескольких часов, затем его живую фракцию, как правило, скопившуюся у освещенной стенки аквариума, сливали сифоном и разводили морской водой до заданной концентрации в объеме 20 л.

Перед началом каждого эксперимента зоопланктон тщательно перемешивали и помещали для предотвращения его возможных агрегаций в затененные условия со слабым поверхностным освещением. В этот аквариум осторожно с водой переносили одну или нескольких медуз, которые сразу начинали активно питаться. Время кормления (от 5 мин до 1,5 ч) подбирали соответственно концентрации планктона, в ходе эксперимента изменявшейся несущественно (обычно не более чем на 1%). Зная время, а также количество и видовой состав съеденного зоопланктона, который определяли непосредственно в теле медуз под микроскопом ($4 \times 12,5$), рассчитывали рацион. Состав кормовой смеси был представлен видами, типичными для Черного моря: *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona similis*, *Calanus helgolandicus*, *Pleopsis tergestina*, а также их копеподами и науплиусами, велигерами моллюсков и др. Для перехода от численности к биомассе использовали преобразование в логарифмическом масштабе известных линейно-весовых соотношений черноморского планктона [4].

Результаты и их обсуждение. Все виды зоопланктона медузы поедали приблизительно с одинаковой эффективностью, кроме *Noctiluca miliaris*, которую поедали значительно слабее и статистически маловероятно. В последующих расчетах средней концентрации пищи в опытах биомассу ноктилюки мы не учитывали. Ограничение длительности потребления пищи медузами в каждом эксперименте небольшим интервалом времени позволило свести к минимуму вариабельность данных за счет изменения внешних факторов питания. В условиях постоянства концентрации пищи и температуры размеры рациона находились в тесной зависимости прежде всего от индивидуальной массы медуз. Скорость потребления зоопланктона изменялась в соответствии с уже хорошо известным параболическим уравнением $C = pW^m$, где C — рацион,

W — масса тела медуз, p , m — коэффициенты. Указанная зависимость может быть представлена также в логарифмической форме $\lg C = \lg p + m \lg W$.

При различных режимах кормления, определяемых возможными колебаниями температуры и концентрации пищи, в целом рассчитано 20 уравнений подобного рода (табл. 1). Высокие значения коэффициента корреляции полученных регрессий ($r=0,911-0,999$) свидетельствуют, что между скоростью потребления пищи и индивидуальной массой тела *A. aurita* существует тесная связь. Пределы изменений показателя p составили $0,0174-20,856$ ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) и углового коэффициента m — $0,778-1,118$. Не обнаружено статистических различий ($P > 0,05$) между отдельными значениями m , следовательно, в этом случае оправданы расчеты его наиболее вероятной средней величины, составляющей, по полученным данным, $0,889 \pm 0,028$.

Среднее для *A. aurita* значение коэффициента m меньше отличается от 1, чем аналогичные коэффициенты, известные для некоторых выше организованных таксономических групп водных организмов (ракообразные, моллюски; $m=0,6-0,8$ [6]). Это означает, что с увеличением массы тела медуз интенсивность их физиологических процессов (в частности, питания) поддерживается почти на постоянном уровне и в отличие от ракообразных и моллюсков изменения в размерах практически не сопровождаются увеличением доли метаболически неактивных тканей. Подобная тенденция отмечена для некоторых просто организованных многоклеточных животных, в частности морских ежей (*Regularia*) при питании их фрагментами макрофитов ($m=0,874$) [6].

Близкие к 1 коэффициенты наклона аналогичных параболических уравнений известны из исследований обмена и роста некоторых медуз (*Aurelia* sp., *Chrysaora* sp., *Cyanea* sp., *Rhizostoma* sp.) и гребневиков (*Pleurobrachia* sp.) [1, 2], что также свидетельствует в пользу слабого снижения интенсивности физиологических процессов этих животных с увеличением их размеров. Вместе с тем отдельные значения m в полученных нами зависимостях 1—20 (табл. 1) могли быть несколько завышены вследствие постепенного смещения спектра питания медуз с увеличением индивидуальной массы животных в сторону более крупных пищевых объектов, ограничения размерного диапазона исследуемых особей животными и не достигшими половой зрелости (т. е. состояния, когда основная масса половых продуктов полностью созрела), имеющей следствием непропорциональное уменьшение интенсивности питания.

Для анализа изменчивости показателя p были вновь рассчитаны его величины для фиксированных $m=0,889$ и $W=25$ г (что соответствовало средней сырой массе тела медуз в опытах). Такая трансформация статистически оправдана, причем только преобразованные значения показателя p уравнений 1—20 (табл. 1) сопоставимы между собой и могут быть использованы как мера пищевой активности *A. aurita* в определенных условиях среды. В последующих расчетах влияние концентрации пищи и температуры оценивалось по трансформированной величине коэффициента p , который численно соответствует и скорости ($\text{мг} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), и интенсивности ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) питания медузы массой 1 г.

Предварительный анализ ускоряющего влияния температуры на скорость потребления пищи медузами, проведенный методом сопоставления данных трех условных температурных классов ($6,6-9,2$; $10,2-13,7$; $18,3-21,4^\circ\text{C}$) при приблизительно равных концентрациях пищи, показал, что значения Q_{10} составляют в среднем 3,3. В последующих расчетах этот ориентировочный показатель использовали для приведения выравненных при $m=0,889$ рационов к модальным температурам каждого класса, соответственно $7,8$, $12,2$ и $21,4^\circ\text{C}$. В результате при сопоставлении данных на рис. 1 было получено, что если рассчитанные для каждого из температурных классов кривые выражают одну и ту

же зависимость рациона от концентрации пищи, то эта зависимость, очевидно, должна иметь S-образную форму.

Расчеты полученных зависимостей имели определенные сложности: оказалось трудным подобрать единую теоретическую форму уравнений; предполагаемые уравнения автоматически вносили соответствующий закон экстраполяции рациона на концентрации, не охваченные в экспериментах. Последнее очень важно, потому что в данном случае минимальная концентрация зоопланктона ($0,213 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) не соответствовала нижнему пределу концентраций, обычно наблюдаемых для естественных условий Черного моря ($0,070\text{—}0,530 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) [5].

В результате статистических вычислений выяснилось, что широко используемые в теории питания гиперболические функции Ивлева (с учетом и без учета предельных концентраций выедания), а также функция Михаэлиса-Ментен в классическом виде с меньшей точностью описывают экспериментальные данные, чем форма Моно уравнения Михаэлиса-Ментен, используемая для описания S-образной ферментативной кинетики. Для анализа была взята лишь одна, но построенная в более широком интервале концентраций ($0,406\text{—}93,082 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) кривая, характеризующая интенсивность (p^{xx}) потребления пищи медузами при $12,2^\circ\text{C}$.

Расчеты проводили методом подбора и подстановки, критерием которого являлись минимальные значения коэффициента вариации (CV) экспериментально полученных величин удельного рациона. Значения CV для формы Моно уравнения Михаэлиса-Ментен, его классического выражения, зависимости Ивлева без учета нулевых концентраций выедания и с их учетом соответственно составили: 24,9, 34,50, 63,50, 62,70%. В данном случае гиперболические функции оказались менее универсальны, чем S-образная, так как они непригодны для описания вогнутой кривой, полученной для низких температур ($7,8^\circ\text{C}$).

Ограниченность гиперболических функций для описания зависимости удельного рациона от концентрации пищи проявляется в первую очередь при анализе интенсивности питания в области низких, близких к естественным, концентрациях пищи. Это, в частности, имело решающее значение при обосновании прямолинейной модели питания для некоторых ракообразных [12]. Для медуз, по-видимому, простые соотношения также могут быть более предпочтительны, если экспериментальные данные ограничены узким диапазоном концентраций пищи и показатели более сложных зависимостей в значительной мере произвольны. В частности, параболическая связь между удельным рационом (p^{xx}) *A. aurita* и концентрацией зоопланктона при $12,2^\circ\text{C}$ до точки перегиба описывает экспериментальные данные практически с той же точностью ($CV=26,3\%$), как и зависимость Моно для всей совокупности данных ($CV=24,9\%$).

Уравнение Моно, наиболее точно характеризующее связь между удельным рационом медуз (p^{xx}) и концентрацией пищи (K), в приложении к теории питания имеет следующий вид: $p^{xx} = p_{\text{max}}^{xx} \frac{K^n}{(K^n + k)}$, где p_{max}^{xx} — максимально возможный удельный рацион, k — константа Михаэлиса, n — коэффициент взаимодействия. В общем случае S-образный характер зависимости свидетельствует, что низкие concentra-

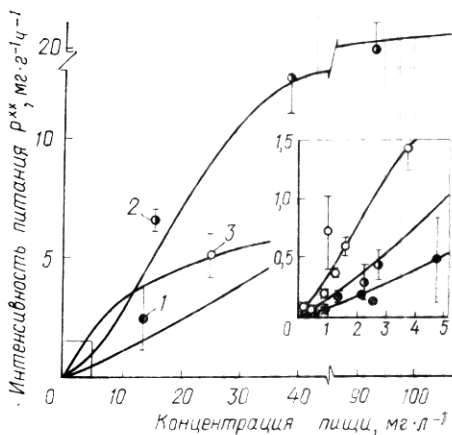


Рис. 1. Зависимость интенсивности питания медузы *A. aurita* от концентрации пищи при различной температуре:

1 — $7,8^\circ\text{C}$, 2 — $12,2^\circ\text{C}$, 3 — $21,4^\circ\text{C}$

Кривые соответствуют полученным (табл. 2) уравнениям Моно. Вертикальные линии равны ошибке p^{xx} ($m = \sigma/\sqrt{n}$)

Таблица 2. Функциональная связь удельного рациона (p^{xx} , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) медуз *A. aurita* и концентрации зоопланктона (K , $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$) при различных температурах

Температура, °C	$\frac{K, \text{мг} \cdot \text{л}^{-1}}{\text{min-max}}$	$\lg \frac{p^{xx}}{p_{\text{max}} - p^{xx}} = \lg K - \lg k$	r	σ	CV, %
7,8	0,214—13,647	$\frac{p^{xx}}{40 - p^{xx}} = 1,138 \lg K - 2,655$	0,975	0,152	46,6
12,2	0,406—93,082	$\frac{p^{xx}}{28 - p^{xx}} = 1,385 \lg K - 2,308$	0,995	0,114	24,9
21,4	0,203—24,996	$\frac{p^{xx}}{7 - p^{xx}} = 1,219 \lg K - 1,276$	0,979	0,160	30,1

ции пищи оказывают относительно небольшое влияние на удельный рацион, однако их увеличение до некоторых пороговых значений может привести к резкому увеличению интенсивности питания, после чего начинается постепенно ее спад и последующее ограничение удельного рациона на некотором максимальном уровне ($p^{xx} = p_{\text{max}}^{xx}$).

Параметры полученных для *A. aurita* уравнений приведены в табл. 2, где даны линейные преобразования (уравнение Хилла) зависимостей Моно (рис. 2).

Найденные значения p_{max}^{xx} , наглядно соответствующие участку кривой, выходящей на плато (рис. 1) при 7,8 °C, равны 40 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, при 12,2 — 28 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ и при 21,4 — 7 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Следовательно, максимальный удельный рацион медуз, очевидно, выше при более низких температурах. При относительно небольших концентрациях зоопланктона, близких к естественным (меньше 10 $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$), удельный рацион с повышением температуры также последовательно увеличивался от самых низких значений (при 7,8 °C) к промежуточным (12,2 °C) и наиболее высоким (21,4 °C). Эти выводы расходятся в целом с известными данными по питанию некоторых копепод, например *Acartia hudsonica*, у которых при всех экспериментальных концентрациях пищи повышение температуры приводило к увеличению рациона (в том числе и максимального) [9].

Коэффициент взаимодействия (n) формы Моно уравнения Михаэлиса-Ментен позволяет оценить характер изменения интенсивности питания. При $n=1$ интенсивность питания возрастает прямо пропорционально концентрации пищи, если $n < 1$, то удельный рацион увеличивается замедленно, если $n > 1$ — ускоренно. Найденные для *A. aurita* значения n при 7,8, 12,2, 21,4 °C соответственно составили 1,138, 1,385, 1,219, что свидетельствует об активизации питания медуз с повышением концентрации пищи. Вполне возможно, что такая реакция характерна для многих планктонных хищников и отражает условия напряженного удовлетворения их пищевых потребностей в связи с неравномерным, агрегированным распределением планктона в пелагиали.

Наиболее высокое значение $n=1,385$ получено для умеренных температур (12,2 °C). Объяснение этого факта, а также наблюдаемой тенденции к увеличению p_{max}^{xx} в области более низких температур может быть найдено в способе питания медуз, точнее, той роли, которую играют при этом процессы слизистой секреции. Возможно, пищевая активность усиливается с повышением концентрации пищи за счет активизации слизе выделения.

У *A. aurita* слизь выполняет по крайней мере три жизненно важные функции: 1) улавливание пищевых частиц, 2) обездвиживание и транспортировку захваченных жертв к ротовым лопастям и далее в желудочные карманы, 3) выведение непереваренных остатков пищи из организма. По-видимому, эволюционно структура слизи и механизм ее

участия в питании совершенствовались в зависимости от видового и количественного состава пищи в естественных условиях, а также природных абиотических факторов. В числе последних особенно очевидно влияние температуры, определяющей связывающие свойства коллоида слизи, как и всякого другого коллоида.

Таким образом, следует предположить, что неестественно большие концентрации пищи при высокой температуре снижают эффективность работы слизистых механизмов питания медуз. Это подтверждается визуальными наблюдениями, причем даже при умеренных и низких температурах не вся пища попадает в ротовые лопасти, а частично теряется, отрываясь с отдельными тяжами слизи.

Если говорить о влиянии температуры на интенсивность питания *A. aurita* во всем исследуемом диапазоне концентраций, то оно в целом было положительным. Коэффициент Q_{10} (рассчитанный при сопоставлении каждого эмпирического значения с теоретически ожидаемыми при других температурах) составил в среднем $2,800 \pm 0,584$, что довольно близко ранее выбранному значению ($Q_{10}=3,3$) и несколько больше показателей, найденных по обмену кишечнорастворимых в целом ($Q_{10}=2,07-2,23$) [2]. Величина Q_{10} зависела от средней температуры интервала, взятого для расчета. Например, в интервале $7,8-21,4^\circ\text{C}$ (в среднем $14,6^\circ\text{C}$) $Q_{10}=2,628 \pm 0,264$; в интервале $12,2-21,4^\circ\text{C}$ (в среднем $16,8^\circ\text{C}$) $Q_{10}=1,945 \pm 0,496$. Наблюдаемая тенденция изменения Q_{10} может быть охарактеризована уравнением регрессии $Q_{10} = -0,3217t + 7,3383$ ($r = -0,999$), соответственно которому при $Q_{10}=1$ температура равна $19,7^\circ\text{C}$ (рис. 3). Таким образом, при температуре, близкой к $19-20^\circ\text{C}$, интенсивность потребления зоопланктона медузами максимальна. Дальнейшее увеличение температуры приводит к снижению интенсивности питания ($Q_{10} < 1$), хотя в естественных условиях, *A. aurita*, видимо, избегает этого, мигрируя в глубинные, более холодные

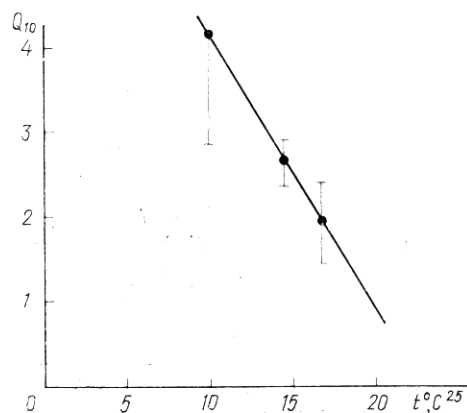


Рис. 3. Связь температурного коэффициента питания медузы *A. aurita* и средней температуры ($t^\circ\text{C}$) интервала, взятого для его расчетов. Вертикальные линии соответствуют ошибке Q_{10}

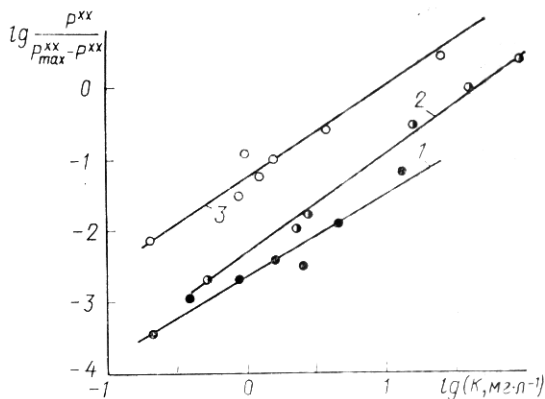


Рис. 2. Графики Хилла, рассчитанных (табл. 2) для *A. aurita* зависимостей Моно:
1 — $7,8^\circ\text{C}$, 2 — $12,2^\circ\text{C}$, 3 — $21,4^\circ\text{C}$

слои. Рассчитанные зависимости (табл. 2) могут быть использованы для ориентировочной оценки скорости питания медуз в естественных условиях. Однако следует учитывать, что потребление пищи самыми различными животными в режиме максимальных скоростей питания происходит лишь ограниченный период времени, превышение которого приводит к снижению размеров рациона. В частности, рацион самок *Calanus finmarchicus* со временем снижался до 15% от максимальных значений [11]. Таким образом, долгосрочная применимость рассчитанных зависимостей к реальным условиям, по-видимому, ограничивается областью низких концентраций пищи.

1. Заика В. Н. Рост гребневиков и медуз // Зоол. журн. — 1972. — 51, вып. 2. — С. 179—188.
2. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наук. думка, 1981. — 232 с.
3. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников: Пищевая потребность и суточные рационы *Aurelia aurita* L. // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 124—137.
4. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции, 1957. — 9. — С. 40—57.
5. Сорокин Ю. И. Черное море. — М.: Наука, 1982. — 216 с.
6. Холодов В. И. Трансформация органического вещества морскими ежами (*Regularia*). — Киев: Наук. думка, 1981. — 156 с.
7. Bishop J. W. Feeding rates of the ctenophore, *Mnemiopsis leydyi* // Chesapeake Sci. — 1967. — 8, N 4. — P. 259—264.
8. Clifford H. C., Cargo D. G. Feeding rates of the sea Nettle *Chrysaora quinquecirrha*, under laboratory conditions // Estuaries. — 1978. 1, N 1. — P. 58—61.
9. Deason E. E. Grazing of *Acartia hudsonica* (A. clausi) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): Influence of Food Concentration and Temperature // Mar. Biol. — 1980. — 60, N 2/3. — P. 101—113.
10. Fraser I. H. Experimental feeding of some medusae and Chaetognatha // J. Fisch. Res. Board. Can. — 1969. — N 6. — P. 1743—1762.
11. Frost B. W. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus* // Limnol. and Oceanogr. — 1975. — 20, N 2. — P. 263—266.
12. Mullin M. M., Stewart E. F., Fuglister F. J. Ingestion by planctonic grazers as a function of concentration of food // Ibid. 1975. — 20, N 2. — P. 259—262.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 30.01.87

B. E. ANNINSKY

THE EFFECT OF FOOD CONCENTRATION ON THE DIET OF *AURELIA AURITA* (L.) AT DIFFERENT TEMPERATURES

Summary

Food concentration, ambient temperature as well as body weights of medusae *A. aurita* (L.) have been experimentally studied for their effect on the quantity of their diet. The rate of zooplankton consumption varies according to the equation $C = pw^{0.889}$. Values of the intensity coefficient p are functionally related to food concentration and temperature. Dependence of the nutrition intensity of medusae on the concentration of copepods can be presented by the Mono sigmoid curves, though regression equations formulated in the logarithmic scale can be acceptable for practical purposes. The temperature effect on *A. aurita* (L.) diet may be estimated by the equation $Q_{10} = -0.322t + 7.3383$, where Q_{10} — a temperature nutrition index, t — average temperature of the interval taken for calculations of Q_{10} .

УДК 593.73:591.13(262.5)

Б. Е. АННИНСКИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ И РЕАЛЬНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПИТАНИЯ МЕДУЗЫ *AURELIA AURITA* (L.) В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ

С увеличением биомассы медуз (прежде всего *A. aurita*) в Черном море до 400—450 млн т [7] эколого-физиологические вопросы питания этого вида приобрели особую актуальность. В настоящее время накоплено уже много данных [3, 9] о видовом составе пищи и пищевом спектре *A. aurita*, причем обнаружено, что в отличие от большинства других видов Scyphozoa этот вид в меньшей степени склонен к хищничеству и значительную часть его рациона могут образовывать частицы растительного происхождения (клетки водорослей и бактерий), а также детрит.

По-видимому, разнообразие пищевого спектра — одна из причин особенно высокой экологической пластичности *A. aurita*. Ведь не слу-