

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

Ордена Трудового Красного Знамени
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

ПРОВ 2010

Экология морских организмов

Материалы Всесоюзной
научно-технической конференции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 30348

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

15. Rudjakov J.A. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. - Marine Biol., 1970, 6, N 2, p.56-64.
16. Wilson J.B., Roff J.C. Seasonal vertical distributions and diurnal migration patterns of Lake Ontario Crustacean zooplankton. - In: Proc. 16th Conf. Great Lakes Res., Huron, Ohio, 1973-Ann. Arbor, 1973, p. 190-203.
17. Wlymen W.J. Energy expenditure of swimming copepods. - Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 348-356.

УДК 591.53

Н.В.Шадрин

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПИТАНИЯ КОПЕПОД

Приход вещества и энергии в организм (его питание) - важнейшая составляющая энергетического баланса особи, в значительной мере определяющая все остальные элементы баланса. Важно поэтому знать и понимать механизм влияния различных факторов и процессов на величину рациона. Наряду с всесторонним экспериментальным изучением процесса питания для его познания необходим теоретический анализ различных аспектов.

Факторами, значительно влияющими на величину рациона, являются концентрация, размер, подвижность пищевых частиц (ПЧ). Зная и понимая влияние этих факторов, легче понять и вычленить воздействие других характеристик пищевых объектов (форма, химический состав и т.д.).

Основополагающими работами по влиянию концентрации пищевых объектов на рацион являются труды В.С.Ивлева [2 - 4]. Дальнейшее развитие этот вопрос получил в ряде работ других исследователей [6, 8, 9, 12, 14]. В своих дальнейших рассуждениях мы будем базироваться на этих работах. Исследованиями сотрудников отдела функционирования морских экосистем ИнБЮМ изучены различные стороны питания массового веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Свои дальнейшие рассуждения будем поэтому относить в основном к акарпии.

Вслед за В.С.Ивлевым [2] процесс питания рачка разделим на два этапа - поиск ПЧ и их поедание. Процесс поиска ПЧ осуществляется на основе случайного блуждания рачка и может быть описан уравнением [6, 14]

$$\lambda = G n \bar{V}_1, \quad (I)$$

где λ - количество встреченных частиц, т.е. попавших в поле

действия сенсорных систем рачка за единицу времени; G - площадь действия сенсорных систем рачка, перпендикулярная к направлению движения рачка; n - концентрация П Ч; $\bar{V}$ - средняя скорость движения рачка.

Применимость этого уравнения показана во многих работах, и мы на этом останавливаться не будем. Следует только помнить, что это уравнение дает среднее число встреч. Недостатком его можно считать отсутствие параметров, характеризующих специфику П Ч. В настоящее время в ряде работ показано, что с увеличением размера П Ч их потребление возрастает при одинаковой биомассе [1, 5, 15]. Посмотрим, как может влиять размер П Ч на каждый из этапов питания. Чтобы объяснить, как размер П Ч может влиять на результат поиска, вероятно, можно площадь действия сенсорных систем рачка описать следующим образом, допустив, что она имеет форму круга

$$G = \pi (R + r)^2, \quad (2)$$

где R - расстояние, с которого рачок "ощущает" отдельную часть - "радиус" обнаружения; r - радиус П Ч. Подставим уравнение (2) в уравнение (1):

$$V = \pi (R + r)^2 n \bar{V}, \quad (3)$$

Из уравнения (3) видно, что радиус П Ч может значительно влиять на результат поиска только в случае, если он одного порядка с радиусом обнаружения рачка. В табл. I показан расчет числа П Ч, обнаруженных рачком (столкнувшись с рачком), при концентрации во всех случаях 100 кл/мл. Взята средняя скорость акарии 1 мм/с, радиус обнаружения - 0,7 мм. Как видно из табл. I и уравнения (3), при величине П Ч, более чем на порядок меньшем радиуса обнаружения, размером П Ч при расчетах можно пренебречь.

Уравнения (1) и (3) применимы в случаях, когда П Ч неподвижны или малоподвижны. В случаях подвижных П Ч в уравнении вместо скорости рачка необходимо использовать относительную скорость движения рачка относительно П Ч:

$$V = G n \sqrt{\bar{V}_1^2 + \bar{V}_2^2}, \quad (4)$$

где $\bar{V}_2$ - средняя скорость движения П Ч. Скорость движения П Ч играет значительную роль в поиске только, когда она выше скорости рачка. Как видно из уравнения (4), при равенстве скоростей рачка и П Ч относительная скорость только в $\sqrt{2} = 1,4$ раза больше скорости рачка.

Так как не каждая встреченная частица захватывается, то число схваченных

$$x = \alpha y,$$

(5)

где x — число схваченных П Ч за единицу времени; α — коэффициент, передающий отношение встреченных П Ч к схваченным, эффективность схватывания.

Т а б л и ц а 1. Зависимость числа встреч за секунду и суммарной массы встреченных частиц в зависимости от размера частицы при концентрации 100 кл/мл (расчет по уравнению (13))

Радиус частицы, см	Масса частицы, г	Число встреченных за секунду	Масса встреченных, г
0,0004	$2,68 \cdot 10^{-10}$	0,079	$2,1 \cdot 10^{-11}$
0,001	$4,19 \cdot 10^{-9}$	0,080	$0,3 \cdot 10^{-9}$
0,005	$5,23 \cdot 10^{-7}$	0,085	$0,45 \cdot 10^{-7}$
0,01	$4,19 \cdot 10^{-6}$	0,094	$0,4 \cdot 10^{-6}$
0,05	$5,23 \cdot 10^{-4}$	0,173	$0,9 \cdot 10^{-4}$
0,10	$4,19 \cdot 10^{-3}$	0,314	$1,3 \cdot 10^{-3}$

Если допустить, что рачок реагирует на каждую встреченную П Ч нападением на нее, то эффективность схватывания тождественна эффективности охоты, параметру, введенному С.А.Пионтковским и Т.С.Петипой [12] для акарии. Как показано [12], эффективность охоты мало зависит от концентрации водорослей и в среднем равна 0,25. Данных о влиянии характеристик П Ч (размер, форма и др.) на эффективность охоты почти нет. Можно предположить, что на этот параметр в сильной степени влияет подвижность П Ч. В пользу этого говорят данные опытов по питанию акарий ойтонами (*Oithona nana*). По данным этих опытов нами была рассчитана эффективность охоты, она оказалась приблизительно равной 0,005. Такое значительное различие эффективности охоты (в 50 раз) при питании на водорослях и ойтоне можно объяснить, с одной стороны, значительно большей подвижностью ойтон, с другой — наличием реакций избегания хищника у ойтон [11]. Представляет интерес выяснение того, какие еще факторы могут влиять на эффективность охоты. В дальнейших рассуждениях допустим, что размер П Ч не влияет на эффективность охоты.

Для определения числа потребленных П Ч за единицу времени широко используют уравнение [6, 14].

$$C = \frac{1}{\tau_1 + \tau_2}, \quad (6)$$

где τ_1 - продолжительность поиска одной схваченной частицы; τ_2 - продолжительность поедания одной ПЧ; C - количество ПЧ, потребленных за единицу времени. Как следует из уравнений (1) и (5), время поиска одной схваченной частицы (случай малоподвижных не-крупных частиц)

$$\tau_1 = \frac{1}{\alpha G n \bar{V}_1}. \quad (7)$$

С учетом этого

$$C = \frac{1}{\frac{1}{\alpha G n \bar{V}_1} + \tau_2}. \quad (8)$$

Продолжительность поедания - величина мало изученная. Однако ряд выводов и допущений можно сделать: продолжительность поедания не зависит от концентрации водорослей [12]; для частиц, которые могут заглатываться целиком, продолжительность поедания не зависит или мало зависит от размера частиц, для более крупных - зависит; время заглатывания зависит для крупных ПЧ от формы, ориентации в ротовых конечностях, подвижности [14].

Из уравнения (8) видно, что при низких концентрациях ПЧ ($n \rightarrow 0$) продолжительность поиска значительно превосходит продолжительность их поедания и связь между потреблением ПЧ и их концентрацией может быть представлена прямой линией (уравнение (5)). При высоких концентрациях ($n \rightarrow \infty$) длительность поиска одной ПЧ стремится к нулю и, следовательно, скорость потребления перестает зависеть от концентрации ПЧ

$$C \approx \frac{1}{\tau_2}. \quad (9)$$

Кроме непосредственного влияния на продолжительность поиска одной частицы, концентрация ПЧ влияет на нее и через изменение средней скорости движения рачка во время питания. В настоящее время экспериментально показано для ряда копепод, что с увеличением концентрации ПЧ скорость движения рачков в период питания уменьшается [5, 7, 9, 10, 12]. Сходную тенденцию отмечал для мальков рыб В.С.Ивлев [2].

Наибольшее количество данных имеется по влиянию концентрации водорослей в диапазоне от 0,05 до 5000 кл/мл на длину скачка *A. clausi* [5, 12]. В полулогарифмической системе координат

"длина скачка - логарифм концентрации" экспериментальные точки легли на прямую, следовательно, данную зависимость можно аналитически выразить

$$l_{ck} = a - b \lg n, \quad (I0)$$

где l_{ck} - длина скачка (мм); n - концентрация (кл/мл); a, b - коэффициенты.

По этим данным методом наименьших квадратов нами рассчитаны параметры уравнения и их стандартные отклонения: $a = 2,23 \pm 0,45$; $b = 0,25 \pm 0,12$. Коэффициент корреляции между длиной скачка и логарифмом концентрации равен 0,7. Количество скачков в единицу времени значительно меньше зависит от концентрации водорослей и в период питания в среднем для *A. clausi* равно 55 скачкам в минуту, или 55/60 в секунду [5]. Следовательно,

$$\bar{V}_1 = \frac{55}{60} l_{ck} = a_1 - b_1 \lg n. \quad (II)$$

С учетом уравнения (II) скорость потребления ПЧ будет зависеть от их концентрации следующим образом:

$$C = \frac{1}{\frac{1}{\alpha G n (a_1 - b_1 \lg n)} + \epsilon_2}. \quad (I2)$$

Чтобы уравнение (I2) давало скорость потребления в единицах массы, введем в его числитель массу одной ПЧ (W_0):

$$C_W = \frac{W_0}{\frac{1}{\alpha G n (a_1 - b_1 \lg n)} + \epsilon_2}, \quad (I3)$$

где C_W - скорость потребления в единицах массы; W_0 - масса одной ПЧ.

Интересно посмотреть, как влияет размер ПЧ на скорость потребления при одинаковой биомассе. Для этого уравнение (I3) представим в виде

$$C_W = \frac{W_0}{\frac{1}{\alpha G \frac{\delta}{W_0} (a_1 - b_1 \lg \frac{\delta}{W_0})} + \epsilon_2}, \quad (I4)$$

где δ - биомасса ПЧ.

Из уравнения (I4) следует, что, когда время поиска значительно меньше времени поедания, существует прямолинейная зависимость

между массой ПЧ и рационом. Постепенно, по мере приближения длительности поиска к длительности поедания и превышения его, влияние размера ПЧ на рацион ослабевает. При времени поиска, значительно большем времени поедания, влияние размера ПЧ близко к нулю.

В случае акарии мы имеем два способа поедания ПЧ: частицы размером 0,004 - 0,06 мм поедаются целиком [8, 16], а размером 0,06 - 0,7 мм разламываются и поедаются по частям. Для первого случая длительность заглатывания можно принять не зависящим от размера ПЧ, а для второго - она является функцией размера ПЧ.

Рассмотрим только первый случай. По уравнению (14) была рассчитана скорость потребления ПЧ акарией для нескольких биомасс на частицах разного размера (табл. 2). Время поедания одной частицы взято 0,8 с [12], радиус обнаружения 0,7 мм. Из табл. 2 видно:

Т а б л и ц а 2. Величина секундного потребления $A. \text{clausi}$ в зависимости от размера ПЧ и их суммарной биомассы (расчет по уравнению (13))

Радиус, см	Биомасса, г/л			
	$1 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-6}$	$1 \cdot 10^{-8}$	$1 \cdot 10^{-10}$
0,0004	$3,35 \cdot 10^{-10}$	$3,35 \cdot 10^{-10}$	$3,3 \cdot 10^{-10}$	$1,7 \cdot 10^{-10}$
0,001	$5,19 \cdot 10^{-9}$	$5,19 \cdot 10^{-9}$	$4,5 \cdot 10^{-9}$	$3,6 \cdot 10^{-10}$
0,05	$6,52 \cdot 10^{-7}$	$5,39 \cdot 10^{-7}$	$3,6 \cdot 10^{-8}$	$4,5 \cdot 10^{-10}$

1) что при высоких биомассах размер ПЧ сильнее влияет на скорость потребления, чем при низких; 2) при крупных ПЧ изменения биомассы в большей степени сказываются на скорости потребления, чем при мелких; 3) у мелких ПЧ при меньших биомассах скорость потребления перестает зависеть от концентрации и, следовательно, максимальный рацион при питании мелкими ПЧ меньше, чем при питании более крупными. Таким образом, приведенные данные позволяют сделать следующие обобщения.

1. Размер пищевых частиц влияет на скорость потребления пищи (рацион). Это влияние можно объяснить, не прибегая к введению понятия избирательности, зависящей от размера ПЧ.

2. Скорость движения копепод в период питания зависит от концентрации водорослей. Для $A. \text{clausi}$ в диапазоне концентраций 0,05-5000 кл/мл эта связь может быть описана уравнением

$$\bar{V} = 2,02 - 0,22 \lg n.$$

3. Для дальнейшей теоретической разработки вопросов питания копепод необходимо экспериментальное получение данных о продолжительности поедания рачком ПЧ в зависимости от их природы (размер, подвижность) и зависимости эффективности охоты от различных факторов среды.

1. Грузов Л.Н., Волошина Г.В. О механизме, регулирующем потребление пищи у морских веслоногих рачков. - Океанология, 1976, 16, № 5, с. 868 - 876.

2. Ивлев В.С. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы. - Зоол. журн., 1944, 23, № 4, с. 139 - 145.

3. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. - М.: Пищепромиздат, 1955. - 450 с.

4. Ивлев В.С. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1961, 14, с. 190 - 203.

5. Ковалева Т.М. Влияние размеров и морфологических особенностей водорослей на потребление их копеподами. - Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 28 - 32.

6. Островская Н.А. Математическая модель потребления пищи планктонными животными. - Биология моря, 1975, вып. 33, с. 22-27.

7. Павлова Е.В., Царева Л.В. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus). - В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 77 - 83.

8. Петипа Т.С. Питание веслоногого рачка *Acartis clausi* Giesbr. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1959, 11, с. 72 - 100.

9. Петипа Т.С. О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами. - Биология моря, Киев, 1977, вып. 40, с. 28 - 35.

10. Петипа Т.С., Островская Н.А. Параметры пищевого поведения морских копепод и их количественное описание. - В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 45 - 76.

11. Пионтковский С.А. Элементы поведения жертвы в системе "хищник-жертва" на примере морских копепод. - Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 11 - 17.

12. Пионтковский С.А., Петипа Т.С. Количественное описание пищевого поведения *Acartis clausi* Giesbr. при питании водорослями. - Биология моря, Владивосток, 1976, вып. 1, с. 49 - 57.

13. Пионтковский С.А., Шадрин Н.В. Этологические аспекты хищничества копепод. - В кн.: Экспериментальные исследования поведения водных животных. Тез. докл. III Всесоюз.- Симпоз. по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978, с. 33 - 34.

14. Тен В.С. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник-жертва у водных организмов. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев: Наук. думка, 1967, с. 16 - 43.

15. Hargrave B.T., Green G.H. Effects of Copepod grazing on two natural phytoplankton populations. - J. Fish. Res. Board. Can., 1970, 27, p. 1395-1403.

16. Wilson D.S. Food size selection among copepods. - Ecology, 1973, 54, N 4, p. 909-914.