

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

---

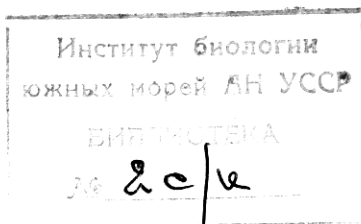
# Экология моря

---

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ  
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 5



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

## HYDROCARBON-OXIDIZING MICROORGANISMS IN CERTAIN REGIONS OF THE INDIAN OCEAN, RED AND ARABIAN SEAS

### Summary

A large number of hydrocarbon-oxidizing bacteria is registered in the zone of the Suez Canal and the Red Sea. Their number increased in the regions of the Indian Ocean and the Arabian Sea as compared with the previous investigations. These microorganisms are shown to possess the highest hydrocarbon-oxidizing activity in oil-polluted places.

УДК 577.3:591.524.12

Е. В. ПАВЛОВА, Т. А. МЕЛЬНИК

## ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБЩЕГО ОБМЕНА У НЕКОТОРЫХ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ ТРОПИЧЕСКОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Исследования по измерению интенсивности обмена у планктонных ракообразных, проводившиеся до сих пор в тропических областях Мирового океана, касались стандартного энергетического обмена [8, 28, 24, 25, 10, 7, 4]. Термин «стандартный обмен» был введен в науку А. Крогом. Под стандартными понимались определенные условия содержания рыб до момента измерения и в период нахождения их в респирационных камерах [29]. Впоследствии термин «стандартный обмен» стал широко применяться и при определении газообмена у прочих водных животных, но, как правило, без строгого выполнения тех стандартных условий, которые были установлены для рыб. По отношению к ракообразным под «стандартным» Л. М. Сушеня понимал обмен у животных, находящихся в малоподвижном состоянии [20]. При проведении измерений с разными видами мелких планктонных ракообразных каждый исследователь имел дело с различной их подвижностью, а главное, почти во всех случаях степень этой подвижности в респирометрах не регистрировалась. Основное внимание уделялось выполнению необходимого условия, чтобы за время экспозиции количество потребленного кислорода составляло не более 20—30% исходного. Из этих соображений подбирались объем респирометра, время опыта и число животных. Для некоторых видов морских копепод была показана возможность различного характера их спонтанной подвижности в респирометрах, одинаковых по объему, а также изменение степени активности и интенсивности обмена с увеличением объема [12, 14, 22]. Поэтому, создавая условия для более полного проявления естественной подвижности рачков, можно подойти к оценке общего энергетического обмена, свойственного им в природной обстановке.

Из этих соображений определение величин потребляемого кислорода в процессе дыхания у планктонных рачков в Индийском океане было проведено в оптимальных по объему респирометрах при предварительной регистрации двигательной активности.

**Материал и методика.** Степень подвижности рачков определялась в аквариумах разного объема (0,1; 1; 10; 20 л) с помощью визуальных наблюдений в течение 1 ч (более подробно методика наблюдений описана в [14]). На основании сопоставлений трех параметров — времени движения за 1 ч, средней продолжительности непрерывного поступательного движения и числа скачков — судили об оптимальных условиях для проявления подвижности у данного вида. За оптимальные

принимались условия, когда при дальнейшем увеличении объема аквариума указанные параметры достоверно не изменялись. Измерение интенсивности обмена по возможности проводилось в респирометрах того же объема, какой был определен как «оптимальный» с точки зрения двигательной активности. В качестве экспериментальных сосудов использовались делительные воронки от 600 до 1800 мл, в основном по методике, описанной в работе [12]. Кислород определен микрометодом Винклера, гипосульфит 0,005N; титрование проб выполнено Д. Л. Гвоздевой. Вода для опытов фильтровалась через мембранный фильтр № 5 (или двойной № 6) и охлаждалась до температуры опыта, которая соответствовала температуре морской воды в слое наибольшего скопления вида в данное время суток (22—24°). Проведение измерений при той же температуре, при которой животные находились в море, исключало необходимость предварительной их адаптации. Днем измерения проведены при рассеянном свете, ночью — в темноте. Рачки отбирались из планктонных ловов, собранных сетями типа ДЖОМ, оборудованных мельничным ситом № 23, и переносились на 1—2 ч в фильтрованную воду для освобождения кишечника. Затем пересаживались в респирометры в количестве 7—10 крупных активно двигающихся и 30—50 малоактивных и более мелких экземпляров. Непрерывность их движения за время экспозиции регулярно регистрировалась и в случае необходимости при осторожном переворачивании сосудов стимулировалась с помощью помещенного внутрь стеклянного шарика. Для подавления бактериального роста в фильтрованную воду добавлялось 25 мл/л антибиотиков (смесь пенициллина и стрептомицина). Эффективность этой меры проверена предварительной серией из 6 измерений при 8-часовой экспозиции:

| Вода                       | O <sub>2</sub> , мкг/л | Коэффициент<br>вариации, % |
|----------------------------|------------------------|----------------------------|
| Без антибиотиков           | 6,6±1,0                | 14,3                       |
| С добавлением антибиотиков | 5,0±0,86               | 1,6                        |

Применение антибиотиков значительно снижало колебания величин измеряемого кислорода в воде.

Время экспозиции при определении дыхания — 6 ч. После отбора проб на кислород количество рачков определялось вторично, затем они фиксировались 1—2 каплями слабого раствора серной кислоты. В дальнейшем под биноклем был установлен размер (длина до конца кауды) и определена сырая и сухая масса тела. Взвешивание проведено на торсионных весах VT-25. Высушивание осуществлялось при 50°С в течение двух суток до постоянной массы. Навески сухого вещества повторно взвешены на микроаналитических весах СМД-1000. Измерение интенсивности обмена проведено на 5 видах массовых копепоид *Scolecithrix danae*, *Euchaeta marina*, *Pleuromamma abdominalis*, *Euchirella curticauda*, *Rhincalanus nasutus* и одном виде остракод *Cypridina serrata*<sup>1</sup>. Общее число измерений — 102. Измерения у *Scolecithrix* приурочены к району многосуточной ст. 338, у *Euchaeta*, *Pleuromamma* и *Euchirella* — к ст. 338 и 351, *Rhincalanus*, *Cypridina* — к ст. 351 и 356 [17].

**Результаты и обсуждение. Размерно-весовые характеристики.** Связь сырой массы тела с его длиной для исследуемых видов приведена на рис. 1. Характер кривых, проведенных на глаз, отражает степенную зависимость массы от длины тела, что неоднократно указывалось многими авторами для разных групп животных [5, 3, 23, 21 и др.]. Параллельное расположение кривых может быть обусловлено различной формой тела рачков. Соглашаясь с формой, которую имели рачки в

<sup>1</sup> Определение остракод проведено сотрудником ИнБЮМ И. Е. Драпун.

наших опытах, при определенной длине была рассчитана их масса по номограммам Л. Л. Численко [23]. Эти величины приведены в табл. 1 и на рис. 1. При тщательном подборе номера кривых хорошее совпадение результатов непосредственного взвешивания с расчетными величинами наблюдалось у *Scolecithrix* и остракод. У *Pleuromamma* и *Rhincalanus* результаты совпали в 50% случаев, *Euchaeta* — в 33%, у *Euchirella* — только в 17%. Процент совпадений находится в обратной зависимости от диапазона размеров у рачков каждого из видов. Соотношение длины тела и сырой массы у копепод зависит также от содержания в тканях воды. Цифры рядом с кривыми на рис. 1 соответствуют процентному содержанию воды у копепод с данной формой тела. С повышением количества влаги в теле общая сырая масса уменьшается.

Зависимость между сырой и сухой массой, представленная на рис. 2, имеет прямолинейный характер, расположение точек довольно компактно. Некоторое отклонение от визуальной проведенной кривой имеет место у рачков с большей массой. Это может быть связано с тем, что, чем

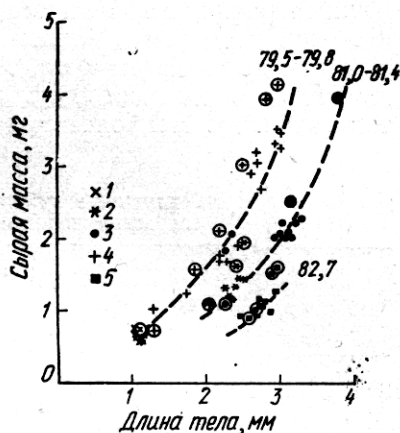


Рис. 1. Соотношение длины тела и сырой массы у пяти видов копепод Индийского океана:

1 — *Scolecithrix danae*, 2 — *Euchaeta marina*; 3 — *Pleuromamma abdominalis*; 4 — *Euchirella rostrata*; 5 — *Rhincalanus nasutus*. В кружке — расчет массы тела по таблицам Л. Л. Численко [23], цифры — содержание воды в теле рачков (%).

Таблица 1

Сравнение величин сырой массы ракообразных из тропической части Индийского океана, полученных взвешиванием и рассчитанных по таблицам Л. Л. Численко

| Отряд, вид                     | Длина тела,<br>мм | Сырая масса, мг   |                   |              |
|--------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|--------------|
|                                |                   | Метод взвешивания | По Л. Л. Численко |              |
|                                |                   |                   | мг                | Номер кривой |
| <b>Copepoda</b>                |                   |                   |                   |              |
| <i>Scolecithrix danae</i>      | 2,08—2,15         | 0,64—0,76         | 0,7               | 20           |
| <i>Euchaeta marina</i>         | 3,00—3,10         | 1,04—1,10         | 1,1               | 10           |
|                                | 3,35—3,40         | 1,12—1,40         | 1,6               | 10           |
|                                | 3,45—3,50         | 1,41—1,44         | 1,9               | 10           |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | 3,27—3,33         | 1,76—2,07         | 1,1               | 9            |
|                                | 3,90—4,13         | 2,00—2,10         | 2,2               | 9            |
|                                | 4,20—4,30         | 2,30—2,51         | 2,5               | 9            |
|                                | 4,78              | 3,90              | 3,9               | 9            |
| <i>Rhincalanus nasutus</i>     | 3,56              | 0,9               | 0,9               | 15           |
|                                | 3,70              | 0,89—1,28         | 1,0               | 15           |
|                                | 3,80—3,85         | 0,92—1,16         | 1,5               | 15           |
|                                | 3,90              | 1,28              | 1,6               | 15           |
| <i>Euchirella curticauda</i>   | 2,27              | 1,03              | 0,7               | 19           |
|                                | 2,80              | 1,36—1,56         | 1,6               | 19           |
|                                | 3,20—3,25         | 1,75—1,87         | 2,1               | 19           |
|                                | 3,45—3,65         | 1,84—2,82         | 3,0               | 19           |
|                                | 3,78              | 2,75              | 3,9               | 19           |
|                                | 3,95              | 3,31—3,45         | 4,1               | 19           |
| <b>Ostracoda</b>               |                   |                   |                   |              |
| <i>Cypridina serrata</i>       | 1,75×1,25         | 0,72—0,80         | 0,7               | 13           |
|                                | 1,80×1,25—        |                   |                   |              |
|                                | 1,84×1,20         | 0,76—0,82         | 0,8               | 13           |
|                                | 1,90×1,10—        |                   |                   |              |
|                                | 1,95×1,23         | 0,88—1,00         | 0,9               | 13           |

крупнее рачки, тем меньшее количество экземпляров их было в каждой навеске и тем в большей степени варьировала средняя индивидуальная масса. Кроме того, наблюдаемым отклонениям способствовали изменения в количестве сухого вещества в теле у рачков в течение суток (табл. 2). Наиболее существенные суточные вариации сухой массы

Таблица 2

Содержание сухого вещества и сложных липидов у взрослых планктонных рачков Индийского океана\*

| Вид                            | День           |                           | Ночь           |                           |
|--------------------------------|----------------|---------------------------|----------------|---------------------------|
|                                | Сухая масса, % | Липиды, мг на сырую массу | Сухая масса, % | Липиды, мг на сырую массу |
| <i>Scolecithrix danae</i>      | 21,6           | 4207                      | 20,0           | 3794                      |
| <i>Euchaeta marina</i>         | 19,0           | —                         | 18,2           | 1903                      |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | 18,7           | 1593                      | 19,2           | 2280                      |
| <i>Euchirella curticauda</i>   | 18,7           | 5354                      | 21,7           | 4388                      |
| <i>Rhincalanus nasutus</i>     | 16,7           | —                         | 17,9           | —                         |
| <i>Cypridina serrata</i>       | 14,7           | 1690                      | 13,5           | 1219                      |

\* Содержание сложных липидов — по данным В. Я. Щепкина [26].

отмечены у *Rhincalanus* и *Euchirella*. У последнего вида это в значительной степени связано с тем, что кроме взрослых проведены взвешивания эухирелл средних и старших копепоидитных стадий. Для взрослых животных колебания сухой массы тела вызваны, вероятно, суточной динамикой степени накормленности и жирности. Изменение содержания общих липидов в разное время суток у индоокеанских планктонных рачков было определено Щепкиным В. Я. [26], приведено в табл. 2 и является, с нашей точки зрения, основной причиной наблюдавшихся колебаний величин сухой массы.

Таким образом, физиологическое состояние исследуемых организмов оказывает существенное влияние на величины сырой и сухой массы тела копепод. При эколого-физиологических исследованиях, когда оценивается интенсивность тех или иных процессов в динамике, правильное определение величины массы тела с максимальным учетом причин, вызывающих их колебания, имеет важное значение. Видимо, в таких случаях расчет массы тела по таблицам (особенно при попытке выявить суточные изменения интенсивности обмена) не может способствовать получению репрезентативных результатов. Надежнее пользоваться величинами массы, полученными непосредственно взвешиванием тех же рачков, на которых проводились измерения газообмена.

Степень подвижности исследуемых животных, как уже говорилось, опреде-

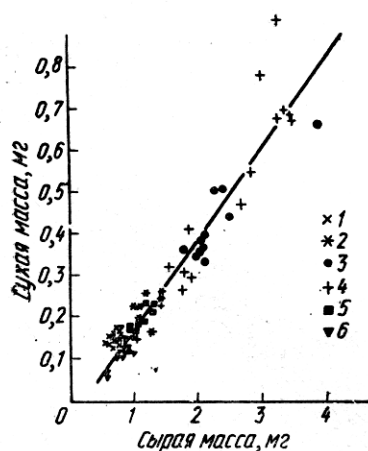


Рис. 2. Соотношение сырой и сухой массы тела у шести видов ракообразных из планктона Индийского океана. Обозначения 1—5 см. на рис. 1, 6 — данные для *Cypridina serrata*.

лялась на основании трех параметров: общего времени поступательного движения, продолжительности непрерывного движения и числа скачков, совершаемых рачком в течение 1 ч. Изменение этих параметров при движении рачков в сосудах, разных по объему, приведено в табл. 3 и 4. Наименьшим объемом был принят 1,0 л, так как наблюдения, выполненные ранее на черноморских [14] и эгейскоморских

Таблица 3

Изменение параметров двигательной активности в дневное время у копепод Индийского океана в зависимости от объема аквариума за 1 ч наблюдения

| Объем,<br>л             | Состояние активности за 1 ч, % |                   |         |                   | Средняя продолжительность непрерывного движения, с |                   |         |                   | Температура<br>воды, °С |
|-------------------------|--------------------------------|-------------------|---------|-------------------|----------------------------------------------------|-------------------|---------|-------------------|-------------------------|
|                         | Поступательное движение        | Зависание в толще | Падение | Нахождение на дне | поступательного                                    | зависания в толще | падения | нахождения на дне |                         |
| Pleuromamma abdominalis |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 1                       | 9,3                            | 77,2              | 3,1     | 4,1               | 13±3                                               | 68±15             | 10±2    | 13±4              | 22                      |
| 10                      | 85,3                           | 5,3               | 2,9     | 6,4               | 77±26                                              | 15±3              | 5       | 9±2               | 22                      |
| 20                      | 75,7                           | 5,1               | 9,6     | 3,4               | 48±11                                              | 9±2               | 13±3    | 8±2               | 22                      |
| Scolecithrix danae      |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 1                       | 35,7                           | 63,4              | 0,9     | 0                 | 27±9                                               | 46±11             | 11±4    | 0                 | 22                      |
| 10                      | 77,0                           | 22,2              | 0,8     | 0                 | 146±67                                             | 50±37             | 30      | 0                 | 22                      |
| Euchaeta marina         |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 1                       | 11,7                           | 3,1               | 0,3     | 84,9              | 11±2                                               | 37±66             | 6±8     | 49±18             | 22—23                   |
| 10                      | 80,2                           | 13,8              | 1,3     | 4,7               | 85±42                                              | 21±14             | 12±57   | 30                | 22—23                   |
| 20                      | 88,8                           | 9,9               | 1,3     | 0                 | 84±16                                              | 13±2              | 6±3     | 0                 | 22—23                   |
| Euchirella curticauda   |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 1                       | 37,9                           | 59,5              | 2,6     | 0                 | 17±4                                               | 26±4              | 6±1     | 0                 | 23                      |
| 10                      | 53,4                           | 41,6              | 5,0     | 0                 | 40±6                                               | 31±6              | 15±8    | 0                 | 23                      |
| 20                      | 60,1                           | 33,0              | 6,8     | 0                 | 36±7                                               | 26±7              | 9±2     | 0                 | 23                      |
| Rhincalanus nasutus     |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 1                       | 1,0                            | 99,0              | 0       | 0                 | —                                                  | 197±43            | 0       | 0                 | 23                      |
| 10                      | 1,0                            | 99,0              | 0       | 0                 | —                                                  | 257±53            | 0       | 0                 | 23                      |
| 20                      | 3,0                            | 97,0              | 0       | 0                 | —                                                  | 129±58            | 0       | 0                 | 23                      |
| Cypridina serrata       |                                |                   |         |                   |                                                    |                   |         |                   |                         |
| 0,1                     | 16,0                           | 0                 | —       | 84,0              | 52±25                                              | —                 | —       | 480±25            | 24                      |
| 1,0                     | 97,7                           | 0,4               | —       | 1,9               | 110±30                                             | —                 | —       | 2±1               | 24                      |
| 10,0                    | 97,8                           | 0,8               | —       | 1,4               | 293±120                                            | —                 | —       | 7±4               | 24                      |
| 20,0                    | 99,9                           | —                 | —       | 0,1               | —                                                  | —                 | —       | 2                 | 24                      |

[15, 22] рачках, убедили нас в том, что в объеме меньшем 1 л двигательная активность копепод размером от 3,0 мм и более снижается во много раз. Увеличение пространства для движения в пределах от 1 до 10 л у четырех видов копепод значительно удлиняет время поступательного движения в течение 1 ч при одновременном повышении продолжительности непрерывного движения. У *Pleuromamma* и *Euchaeta* общее время, расходуемое на движение, увеличивается в этом случае в 8—10 раз, у *Scolecithrix* и *Euchirella* — в 1,5—2 раза. Исключение составляет *Rhincalanus*, у которого увеличение объема до 10 л не вызывает существенных изменений во временных характеристиках двигательного поведения. Увеличение пространства еще вдвое (в пределах от 10 до 20 л) значительно повышает время движения практически только у *Rhincalanus*. У *Cypridina* резкое изменение параметров двигательной активности наблюдается в пределах 0,1—1,0 (см. табл. 3). Число и размер скачков при скачкообразном движении значительно повышается у всех исследованных видов с увеличением пространства от 1 до 10 л (табл. 4).

На основании приведенных данных сделано заключение, что оптимальным пространством для движения в лабораторных условиях у исследованных копепод, кроме *Rhincalanus*, можно считать объемы от 1 до 10 л. При этом для таких видов, как *Scolecithrix* и *Euchirella*, этот оптимум ближе к объему 1,0 л, а для *Pleuromamma* и *Euchaeta* —

Таблица 4

Среднее число скачков и их длина в течение 1 ч у взрослых копепод при движении в аквариумах разного объема при температуре 22—23°C

| Вид                            | 1 л  |     |      | 10 л |       |       | 20 л |       |       |
|--------------------------------|------|-----|------|------|-------|-------|------|-------|-------|
|                                | 1—3* | 3—5 | 5—10 | 3—5  | 10—15 | 15—30 | 3—10 | 10—20 | 20—40 |
| <i>Scolecithrix danae</i>      | 4    | —   | —    | 6    | —     | —     | 7    | —     | —     |
| <i>Euchaeta marina</i>         | —    | 16  | 14   | —    | 25    | 8     | —    | 33    | 9     |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | 18   | 6   | 7    | 47   | 24    | 6     | 17   | 13    | 5     |
| <i>Euchirella curticauda</i>   | —    | 33  | 2    | —    | 30    | —     | 19   | 1     | 1     |
| <i>Rhincalanus nasutus</i>     | —    | 10  | 9    | 7    | 5     | 2     | 7    | 8     | 7     |

\* Длина скачка, см.

к 10 л. Что касается *Rhincalanus*, то ни один из трех предложенных объемов нельзя считать оптимальным: в аквариуме 20 л у этих рачков значительно увеличивается число самых крупных по длине скачков, что свидетельствует о повышении доли скачкообразного движения. Для определения оптимального пространства для этого вида следует провести наблюдения в аквариумах еще большего объема. Для остракод не наблюдалось значительного повышения двигательной активности при увеличении объема выше 1,0 л. Именно этот объем и был принят как оптимальный для *C. serrata*.

Интенсивность потребления кислорода у взрослых планктонных рачков приведена в табл. 5. Сравнение интенсивности обмена у каждого из исследованных видов в дневное и ночное время показывает, что у *Ostracoda*, *Rhincalanus* и *Pleuromamma* резко выраженных суточных изменений в обмене обнаружить не удалось. У *Euchaeta* и *Euchirella* обмен повышается в ночное время на 80%. *Scolecithrix* более интенсивно потреблял кислород в дневное время. Однако при статистической обработке указанные различия оказались несущественными. Сравнение интенсивности обмена с суточными колебаниями активности, в частности временем общего поступательного движения за 1 ч [13, табл. 1], показывает, что наблюдаемые различия обмена днем и ночью являются результатом изменения двигательной активности. Следует заметить, что выявлению суточных колебаний обмена и активности должны быть посвящены специальные исследования, которые позволили бы проследить вариации этих параметров через короткие интервалы времени в течение суток.

Предоставляя планктонным ракообразным наилучшие условия для осуществления двигательной активности и измеряя при этом энергетический обмен, мы получаем величины общего обмена, включающие активный при данной степени подвижности в лабораторных условиях. Для *Scolecithrix*, *Euchirella* и *Cypridina* — это величины, близкие к истинному общему обмену, поскольку оптимальный объем для проявления подвижности совпадает с объемом респирометров. У *Pleuromamma* и *Euchaeta* — величина общего обмена при несколько заниженном активном обмене, поскольку оптимальный объем — в пределах от 1 до 10 л, а объем респирометров был только около 2,0 л. Величина интенсивности обмена для *Rhincalanus* скорее приближается к величине стандартного обмена, так как получена при малой подвижности рачков, а величины, приводимые ранее в работах [8, 7, 4], ближе к основному обмену. На этом основании, результаты, относящиеся к индоокеанскому *Rhincalanus*, не используются при последующих сопоставлениях.

Различия в интенсивности общего энергетического обмена у исследованных видов могут обуславливаться массой тела, типом пита-

Таблица 5

Интенсивность общего энергетического обмена у шести видов планктонных ракообразных Индийского океана при температуре 22–24°C

| Вид, пол, стадия                              | День                 |                  |             |                                      |                     | Ночь                 |                  |             |                                      |                     | За среднесуточный час,<br>O <sub>2</sub> , мкг |                     |                     |
|-----------------------------------------------|----------------------|------------------|-------------|--------------------------------------|---------------------|----------------------|------------------|-------------|--------------------------------------|---------------------|------------------------------------------------|---------------------|---------------------|
|                                               | Число изме-<br>рений | Масса 1 экз., мг |             | O <sub>2</sub> , мкг·ч <sup>-1</sup> |                     | Число изме-<br>рений | Масса 1 экз., мг |             | O <sub>2</sub> , мкг·ч <sup>-1</sup> |                     | 1 экз.                                         | 1 мг сырой<br>массы | 1 мг сухой<br>массы |
|                                               |                      | сырая            | сухая       | 1 мг<br>сырой<br>массы               | 1 мг сухой<br>массы |                      | сырая            | сухая       | 1 мг<br>сырой<br>массы               | 1 мг сухой<br>массы |                                                |                     |                     |
| <i>Scolecithrix danae</i> , ♀                 | 12                   | 0,73             | 0,153±0,003 | 4,1                                  | 19,2±0,99           | 12                   | 0,70             | 0,140±0,004 | 2,5                                  | 12,6±1,41           | 2,40                                           | 3,2                 | 14,9                |
| <i>Euchaeta marina</i> , ♀                    | 5                    | 1,20             | 0,228±0,024 | 3,2                                  | 17,0±4,48           | 9                    | 1,33             | 0,242±0,005 | 3,7                                  | 20,2±2,62           | 4,30                                           | 3,4                 | 18,3                |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> , ♀            | 8                    | 2,31             | 0,432±0,033 | 3,3                                  | 17,8±3,72           | 16                   | 2,37             | 0,454±0,029 | 3,4                                  | 17,5±2,42           | 7,84                                           | 3,3                 | 17,7                |
| <i>Euchirella curticauda</i> , ♀              | 3                    | 3,46             | 0,646±0,013 | 1,5                                  | 8,0±1,24            | 6                    | 3,26             | 0,706±0,460 | 2,7                                  | 12,4±1,70           | 6,69                                           | 2,0                 | 9,9                 |
| <i>Rhincalanus nasutus</i> , ♀, ♂,<br>V. Cop. | 4                    | 1,08             | 0,180±0,011 | 2,1                                  | 12,5±2,13           | 3                    | 1,17             | 0,210±0,017 | 2,4                                  | 12,3±6,34           | 2,44                                           | 2,2                 | 12,4                |
| <i>Cypridina serrata</i>                      | —                    | —                | —           | —                                    | —                   | 5                    | 0,97             | 0,120±0,006 | 1,3                                  | 8,6±1,52            | —                                              | —                   | —                   |
| <i>C. serrata</i>                             | 11                   | 0,80             | 0,118±0,011 | 1,9                                  | 13,5±1,66           | 8                    | 0,83             | 0,102±0,006 | 1,8                                  | 14,3±3,28           | 1,59                                           | 1,8                 | 13,8                |

ния и степенью их подвижности. Известно, что при соблюдении постоянства абиотических факторов, влияющих на процессы дыхания, животные с большей массой тела имеют меньшую интенсивность обмена [2]. Сравнение интенсивности общего обмена по сырой и сухой массе тела копепоид показывает, что наименьшая величина, как и следовало ожидать, у *Euchirella*, вида, имевшего наибольшую массу тела. У трех других видов копепоид общий обмен, рассчитанный на сырую массу, существенно не различается. При расчете на сухую массу наибольшая интенсивность у *Euchaeta* и *Pleuromamma*, масса тела которых не является наименьшей. Самая меньшая масса тела у *Scolecithrix*, тем не менее наибольшая величина интенсивности обмена у этого вида не отмечена.

В литературе имеются разноречивые сведения, свидетельствующие как о влиянии качества потребляемой пищи на интенсивность обмена [27, 9, 6], так и об отсутствии такового у животных с разным типом питания [24, 11]. В тропических малопродуктивных районах океана планктонные копепоиды являются, как правило, эврифагами с преобладанием хищничества [18]. На основании данных Т. В. Павловской, при кормлении индоокеанских видов смешанной пищей примерно при тех же концентрациях и соотношениях растительного и животного кормов, какие наблюдались в море, все исследованные нами виды были эврифагами с преобладанием в рационе животной пищи [16]. Следовательно, соотношение животной и растительной части рациона у исследуемых видов было примерно одинаковым и не могло существенно влиять на различия в уровне энергетического обмена.

Более четкая связь видовых различий интенсивности обмена у исследованных рачков намечается со степенью их подвижности. Средние величины параметров двигательной активности в оптимальных условиях у копепоид, характеризующихся в общих чертах сходным характером двигательного поведения, приведены в табл. 6. С увеличением продолжительности непрерывного движения и общего времени, расходуемого на локомоторную активность, повышается уровень общего энергетического обмена. Средняя скорость при равномерном движении у сравниваемых видов различалась лишь в 1,5 раза [13], что мало отражалось на их энергетических расходах. В значительно большей степени интенсивность общего обмена зависит от доли скачкообраз-

Таблица 6

**Связь интенсивности общего обмена копепоид Индийского океана с параметрами их двигательной активности**

| Вид                            | Время движения за 1 ч, % | Продолжительность непрерывного движения, с | Общее число скачков за 1 ч | Скорость движения, см/с |                     | Интенсивность обмена, мкг/мг·ч сухой массы за час |
|--------------------------------|--------------------------|--------------------------------------------|----------------------------|-------------------------|---------------------|---------------------------------------------------|
|                                |                          |                                            |                            | при больших скачках     | без больших скачков |                                                   |
| <i>Scolecithrix danae</i>      | 35,7                     | 27                                         | 4                          | —                       | 1,77                | 14,9                                              |
| <i>Euchirella curticauda</i>   | 37,9                     | 17                                         | 35                         | 31,9                    | 2,37                | 9,9                                               |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | 85,3                     | 77                                         | 77                         | 42,2                    | 2,00                | 17,7                                              |
| <i>Euchaeta marina</i>         | 80,2                     | 85                                         | 33                         | 44,9                    | 1,42                | 18,3                                              |
| <i>Rhincalanus nasutus</i> *   | 1,0                      | —                                          | 14                         | 30,3                    | 1,31                | 12,4                                              |

\* Для *Rhincalanus* приведены данные, полученные в объеме 10 л.

ного движения при плавании в переменном режиме и скорости при выполнении скачков. Чем больше число крупных скачков в единицу времени и средняя скорость скачкообразного движения, тем выше интенсивность обмена копепоид.

У остракод, содержащих в теле значительно большее количество зола, величина интенсивности обмена пока не сопоставима с копеподами. Ночные измерения дыхания у остракод были проведены на популяциях, находящихся в разном физиологическом состоянии. Средняя величина интенсивности обмена, рассчитанная по сухой массе, равная 8,6 мкг, соответствует неразмножающимся самкам. В период интенсивного размножения самки *Cypridina* почти вдвое увеличивают потребление кислорода — интенсивность обмена в среднем равна 14,3 мкг на 1 мг сухой массы (см. табл. 5).

Сравнивая полученные нами среднесуточные величины интенсивности общего обмена у копепод Индийского океана со стандартным у тех же видов по данным, имеющимся в литературе, можно отметить, что при наибольшей двигательной активности обмен в среднем в 2—5 раз выше стандартного. В табл. 7 сведены известные нам данные по величине стандартного обмена у шести исследованных нами и систематически близких им тропических видов с относительно одинаковой массой тела. Учитывая относительную стабильность климатических условий в тропической зоне Мирового океана, отмеченные различия в интенсивности обмена у одних и тех же видов трудно считать региональными.

Проведенное сравнение общего и стандартного обмена не абсолютно корректно (табл. 7). Во-первых, данные не приведены к одной температуре. В то же время разница в температуре измерений в некоторых случаях составляла 8—10°C. Тем не менее из-за отсутствия сведений о температурном оптимуме обитания исследованных видов и во избежание дополнительных ошибок при пересчетах, приведение указанных данных к одной температуре нам показалось нецелесообразным. Тем более что, по данным И. В. Ивлевой [4], в случае малой адаптации выловленных из моря животных к условиям эксперимента уровень их обмена мог снизиться не адекватно изменению температуры.

Во-вторых, наблюдается чрезвычайная пестрота методик и методических приемов, использованных разными авторами. В одних случаях измерения проводили сразу после вылова животных из моря [8, 7, 10, 4], в других — после нескольких часового или 1—2-суточного выдерживания в лаборатории без пищи [24, 28]. При небольшом сроке экспозиции (2,5—3 ч) [4] могло иметь место некоторое завышение результатов за счет обычного в первые часы опыта увеличения общего обмена, вызванного возбуждением рачков при пересадке. Более длительная экспозиция при высокой температуре опыта способствовала некоторому занижению результатов [24, 25]. Выдерживание животных без пищи в темноте [28] могло привести к повышению уровня обмена вследствие увеличения двигательной активности при кратковременном голодании [19]. Одни авторы в качестве респирометров использовали малые объемы, исходя из соображений, что для получения величин стандартного обмена следует создать условия «малой подвижности» [8, 24, 25, 10], другие стремились создать благоприятные условия для проявления двигательной активности [7, 28, 4]. Методический разнобой наблюдался и при определении массы тела: по номограммам Л. Л. Численко [7], по таблицам сырых масс [8], по энергетическому эквиваленту массы тела на экземплярах того же вида, но собранных в другое время, нежели измерение дыхания [24, 25], взвешиванием фиксированного формалином материала по прошествии определенного срока [8, 28], взвешиванием сразу после измерения величин потребленного кислорода [4]. Поскольку правильный расчет интенсивности обмена непосредственно зависит от величины массы тела, то ошибки при определении массы отразятся и на величине интенсивности обмена.

Таблица 7

Сравнение величин общего и стандартного обменов у планктонных рачков тропических районов Мирового океана

| Вид                            | Океан               | Температура измерения, °C | Масса тела |           |                   | Потребление O <sub>2</sub> , мкг/ч при температуре измерения |                  | Источник                                 |
|--------------------------------|---------------------|---------------------------|------------|-----------|-------------------|--------------------------------------------------------------|------------------|------------------------------------------|
|                                |                     |                           | сырая, мг  | сухая, мг | калорийность, кал | 1 мг сырой массы                                             | 1 мг сухой массы |                                          |
| <i>Scolecithrix danae</i>      | Атлантический Тихий | 27                        | 0,74       | 0,15      | —                 | 1,46                                                         | 7,23             | Павлова, 1967<br>Шушкина, Виленкин, 1971 |
|                                |                     | 28—30                     | —          | 0,11      | 0,49              | —                                                            | 9,27             |                                          |
|                                | Индийский           | 27—30                     | 0,70       | 0,14      | 0,79              | 1,56                                                         | 7,78             | Павлова, 1974                            |
|                                |                     | 21—22                     | 0,72       | 0,15      | —                 | 3,40                                                         | 16,40            | Наши данные                              |
| <i>Euchaeta marina</i>         | Атлантический       | 27                        | 1,20       | 0,24      | —                 | 1,40                                                         | 6,08             | Павлова, 1967                            |
|                                |                     | 25                        | —          | 0,22      | —                 | —                                                            | 11,90            | Ивлева и др., 1975                       |
|                                | Тихий               | 28                        | 1,98       | 0,35      | —                 | 3,40                                                         | 19,60            | Ikeda, 1970                              |
|                                |                     | 28—30                     | —          | 0,26      | 1,26              | —                                                            | 5,92             | Шушкина, Виленкин, 1971                  |
|                                | Индийский           | 27—30                     | 1,15       | 0,23      | 1,13              | 1,81                                                         | 9,04             | Павлова, 1974                            |
|                                |                     | 20                        | —          | 0,17      | 0,79              | —                                                            | 6,48             | Мусаева, Витек, 1975                     |
|                                | Индийский           | 21—22                     | 1,26       | 0,24      | —                 | 3,45                                                         | 18,30            | Наши данные                              |
|                                |                     | 27—30                     | 2,80       | 0,56      | 2,36              | 0,95                                                         | 4,75             | Павлова, 1974                            |
| <i>Pleuromamma abdominalis</i> | Тихий               | 20                        | —          | 0,46      | 2,14              | —                                                            | 3,28             | Мусаева, Витек, 1975                     |
|                                |                     | 22—23                     | 2,34       | 0,44      | —                 | 3,40                                                         | 17,70            | Наши данные                              |
|                                | Индийский           | 27—30                     | 2,80       | 0,56      | 2,36              | 0,95                                                         | 4,75             | Павлова, 1974                            |
| <i>Euchirella</i> sp.          | Тихий               | 20                        | —          | 0,68      | 3,16              | —                                                            | 2,66             | Мусаева, Витек, 1975                     |
|                                | Индийский           | 27—30                     | 1,64       | 0,33      | 2,71              | 1,21                                                         | 6,06             | Павлова, 1974                            |
| <i>Euchirella amoena</i>       | Тихий               | 28                        | 2,66       | 0,56      | —                 | 2,90                                                         | 13,80            | Ikeda, 1970                              |
| <i>E. curticauda</i>           | Индийский           | 23—24                     | 3,36       | 0,68      | —                 | 2,00                                                         | 9,90             | Наши данные                              |
| <i>Rhincalanus nasutus</i>     | Атлантический       | 25                        | —          | 0,17      | —                 | —                                                            | 15,00            | Ивлева и др., 1975                       |
|                                | Тихий               | 27—30                     | 1,23       | 0,25      | 0,88              | 0,49                                                         | 2,44             | Павлова, 1974                            |
|                                |                     | 20                        | —          | 0,13      | 0,60              | —                                                            | 7,80             | Мусаева, Витек, 1975                     |
|                                | Индийский           | 23—24                     | 1,12       | 0,20      | —                 | 2,20                                                         | 12,40            | Наши данные                              |
| <i>Cypridina hilgendorfi</i>   | Тихий               | 30                        | 1,98       | 0,35      | —                 | 3,40                                                         | 19,60            | Ikeda, 1970                              |
| <i>C. serrata</i>              | Индийский           | 23—24                     | 0,82       | 0,12      | —                 | 1,85                                                         | 13,80            | Наши данные                              |

Естественно, при столь разнообразных методических подходах величины интенсивности обмена не могут не различаться (см. табл. 7). Поэтому нельзя быть абсолютно уверенным, что указанные различия обмена являются следствием только разной степени активности [12] или только несоблюдения сроков температурной адаптации перед измерениями [4], а, скорее всего, и тем и другим. Ограничимся пока указанными разночтениями методик при определении интенсивности обмена, хотя их можно было бы продолжить.

К сожалению, перенесение термина «стандартный обмен» в планктонологию принесло мало существенной пользы. Приходится признать, что в данный момент мы не имеем реального представления о величине энергетического обмена у планктонных животных. И, вероятно, следует провести «стандартизацию» терминов и методов в этой области, на что справедливо указывали Б. Я. и М. И. Виленкины [1].

Нам представляется, что определение величин общего энергетического обмена при одновременной регистрации двигательной активности у планктонных организмов может быть более полезным, хотя и более трудоемким. В данной работе мы попытались получить величину общего обмена при оптимальной двигательной активности, возможной в лабораторных условиях. Может быть, такой подход послужит отправной точкой для установления стандартных условий при измерении обмена у подвижных планктонных организмов.

**Выводы.** На основе этологических параметров, характеризующих наибольшую подвижность, определен объем для содержания в лабораторных условиях шести видов планктонных ракообразных из Индийского океана. Для *Euchirella*, *Scolecithrix* и *Cypridina* оптимальным можно считать объем 1 л, для *Euchaeta* и *Pleuromamma* — в пределах от 1 до 10 л, для *Rhincalanus* — выше 20 л. Объем находится в прямой зависимости от протяженности скачков, которые способен совершать данный вид при наибольшей подвижности.

В оптимальных условиях и предельно возможном соблюдении идентичности температуры, солености и освещенности, наблюдавшихся в море, получены средние величины общего энергетического обмена у четырех видов копепод (*Scolecithrix danae*, *Euchaeta marina*, *Pleuromamma abdominalis*, *Euchirella curticauda*) и одного вида остракод (*Cypridina serrata*). Для *Rhincalanus nasutus* — измеренная величина отражает обмен в малоподвижном состоянии.

Отмеченные суточные колебания метаболизма являются результатом изменений двигательной активности.

Содержание влаги и общих липидов у шести видов планктонных ракообразных различается в дневное и ночное время, что приводит к изменению относительного содержания сухого вещества в теле и влияет на величину интенсивности обмена при расчете на среднесуточный час.

Различия величин общего энергетического обмена у шести видов ракообразных из планктона Индийского океана в большей мере зависят от степени их двигательной активности, нежели от массы тела и качества потребленной пищи.

Для копепод, передвигающихся скачкообразно, уровень обмена находится в прямой зависимости от скорости скачкообразного движения и его доли при осуществлении плавания в переменном режиме.

1. Виленкин Б. Я., Виленкина М. И. Дыхание водных беспозвоночных. — М.: ВИНТИ, 1979. — 143 с. — (Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоноч.; Т. 6).

2. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. — Журн. общей биологии, 1950, 11, № 5, с. 367—380.
3. Гудкова Н. С. Соотношение между длиной и весом тела некоторых высших ракообразных. — Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки, 1963, 4, с. 13—16.
4. Ивлева И. В., Аболмасова Г. И., Ракицкая Л. В. Скорость обмена у массовых видов зоопланктона из умеренных и тропических вод Атлантического океана. — В кн.: Экспедиционные исследования в Южной Атлантике и Средиземном море. Киев: Наук. думка, 1975, с. 192—208.
5. Константинов А. С. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров. — Науч. докл. высш. школы. Сер. Биол. науки, 1962, 3, с. 17—20.
6. Муравская З. А., Павлова Е. В., Шульман Г. Е. О потреблении кислорода и экскреции азота у *Calanus helgolandicus* (Claus) и *Pontella mediterranea* Claus. — Экология моря, 1980, вып. 2, с. 33—40.
7. Мусаева Э. И., Витек З. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М.: Наука, 1975, с. 358—364.
8. Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, с. 138—152.
9. Павлова Е. В. Энергетический обмен у морских планктонных рачков в связи с пищевыми адаптациями. — В кн.: Общие вопросы физиологии адаптации: Реф. докл. к III Всесоюз. совещ. по экол. физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1967, с. 103—106.
10. Павлова Е. В. Потребление кислорода и подвижность в опытных условиях у некоторых животных тропического планктона. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974, с. 160—175.
11. Павлова Е. В. Метаболизм средиземноморского планктона. — В кн.: Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. Киев: Наук. думка, 1975, с. 124—144.
12. Павлова Е. В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепод при увеличении объема респирометра. — Биология моря, Киев, 1977, вып. 42, с. 86—94.
13. Павлова Е. В. Скорость движения копепод из планктона Индийского океана. — См. настоящий сб.
14. Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние размера сосуда на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus) и *Pleurombrachia rhodopsis* Chun. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 37, с. 61—67.
15. Павлова Е. В., Царева Л. В. Двигательная активность некоторых животных из планктона Эгейского моря. — В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 66—77.
16. Павловская Т. В., Аболмасова Г. И. Энергетический баланс у массовых видов ракообразных Индийского океана. — См. настоящий сб.
17. Петипа Т. С., Иванов В. Н. Задачи и некоторые итоги изучения функциональных связей в пелагических сообществах Индийского океана (по результатам 4-го рейса НИС «Профессор Водяницкий»). — См. настоящий сб.
18. Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических копепод. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974, с. 136—152.
19. 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—57.
20. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 195 с.
21. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1973. — 183 с.
22. Царева Л. В., Павлова Е. В. Движение и потребление кислорода *Pontella mediterranea* Claus из Эгейского моря. — В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 84—97.
23. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. — Л.: Наука, 1968. — 106 с.
24. Шушкина Э. А., Виленкин Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической зоны Тихого океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ в тропических районах океана. М.: Наука, 1971, с. 167—171.
25. Шушкина Э. А., Павлова Е. В. Скорость обмена и продуцирование зоопланктона в экваториальной части Тихого океана. — Океанология, 1973, 13, № 2, с. 339—345.
26. Щепкин В. Я. Отчет отряда физиологии по 4-му рейсу НИС «Профессор Водяницкий». — Арх. ИнБИОМ, 1978, с. 26—37.
27. Conover R. J. The feeding behavior and respiration of some marine planktonic crustacea. — Biol. Bull., 1960, 119, N 3, p. 399—415.

28. Ikeda T. Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. — Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1970, 21, p. 91—112.
29. Krogh A. The quantitative relation between temperature and standart metabolism in animals. — Int. Z. phys.-chem. Biol., 1914, N 1, p. 491—508.

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

Поступила в редколлегию  
31.10.79

E. V. PAVLOVA, T. A. MELNIK

## INTENSITY OF TOTAL METABOLISM IN CERTAIN PLANKTONIC COPEPODS IN THE INDIAN OCEAN TROPICAL PART

### Summary

On the basis of ethological parameters characterizing mobility, the optimum volume is determined for keeping six species of plankton crustacea from the Indian Ocean under laboratory conditions. The average values of total metabolism are obtained under the copepod greatest mobility. The found differences in the intensity of total metabolism depend on the degree of locomotor activity to a greater extent than on the body mass and quantity of the consumed food. For copepods moving by jumps the metabolism level depends directly on the velocity of motion.

The obtained values of total metabolism are compared with the standard ones for the same species taken from the literature. The total metabolism is at an average 2-5 times as high as the standard one. Such comparison is shown to be conditional because of great diversity of the applied methods under measuring the respiration and body mass. On this basis a conclusion is made that at present there is no real idea of the metabolism values for the planktonic animals.

УДК 595.34:591.17.057.77(267)

Е. В. ПАВЛОВА

## СКОРОСТЬ ДВИЖЕНИЯ КОПЕПОД ИЗ ПЛАНКТОНА ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Для регистрации скорости движения в лабораторных условиях применяются достаточно объективные методы: фотографирование трекков, киносъемка [1, 3, 5—7, и др.]. Как было показано, скорости движения особей одного и того же вида в аквариумах разного объема могут различаться [3]. Поэтому условия, при которых регистрируется движение, какими бы объективными ни были методы, должны быть строго оговорены, в зависимости от поставленной задачи исследования.

При проведении киносъемки движения копепод из планктона Индийского океана мы стремились оценить величины скорости при оптимальной подвижности. Оптимальные условия подвижности для каждого из исследованных видов были определены предварительно с помощью наблюдений двигательной активности в аквариумах, различных по объему [2].

**Материал и методика.** Примененная методика определения скорости движения копепод в основном описана [3]. Киносъемка проведена с помощью кинокамеры «Конвас» кинооператором ленинградской киностудии «Научфильм» Б. В. Балашовым. Скорость съемки 24 кадра/с. На киноплёнке регистрировалось движение одного—трех рачков данного вида в кубическом аквариуме емкостью 10 л одновременно в